

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1907

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le Mardi 16 Juillet 1907, à 1 heure

PAR

André NEPVEU

La Photo-Irritabilité de l'Iris

ÉTUDE DE PHYSIOLOGIE COMPARÉE

Président : M. DE LAPERSONNE, professeur

Juges { MM. POZZI, professeur
LANGLOIS, agrégé
MARION, agrégé

*Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les
diverses parties de l'enseignement médical*

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

BONVALOT-JOUVE

15, RUE RACINE, 15

1907

THÈSE
POUR
LE DOCTORAT EN MÉDECINE

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1907

THÈSE

N°

2998

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

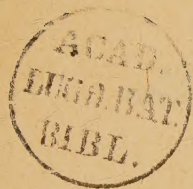
Présentée et soutenue le Mardi 16 Juillet 1907, à 1 heure

PAR

André NEPVEU

La Photo-Irritabilité de l'Iris

ÉTUDE DE PHYSIOLOGIE COMPARÉE



Président : M. DE LAPERSONNE, professeur

Juges { MM. POZZI, professeur
LANGLOIS, agrégé
MARION, agrégé

Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

BONVALOT-JOUVE

15, RUE RACINE, 15

1907

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen		M. DEBOVE
Professeurs		MM.
Anatomie		POIRIER
Physiologie		CH. RICHET
Physique médicale		GARIEL
Chimie organique et Chimie générale		GAUTIER
Parasitologie et histoire naturelle médicale		BLANCHARD
Pathologie et thérapeutique générales		BOUCHARD
Pathologie médicale	}	HUTINEL
		BRISSAUD
Pathologie chirurgicale		LANNELONGUE
Anatomie pathologique		CORNIL
Histologie		MATHIAS DUVAL
Opérations et appareils		SEGOND
Pharmacologie et matière médicale		POUCHET
Thérapeutique		GILBERT
Hygiène		CHANTEMESSE
Médecine légale		THOINOT
Histoire de la médecine et de la chirurgie		DEJERINE
Pathologie expérimentale et comparée		ROGER
Clinique médicale	}	HAYEM
		DIEULAFOY
		DEBOVE
		LANDOUZY
		GRANCHER
Maladies des enfants		JOFFROY
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale		GAUCHER
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques		RAYMOND
Clinique des maladies du système nerveux		LE DENTU
Clinique chirurgicale	}	TERRIER
		BERGER
		RECLUS
Clinique ophtalmologique		DE LAPERRONNE
Clinique des maladies des voies urinaires		ALBARRAN
Clinique d'accouchements	}	N...
		PINARD
Clinique gynécologique		POZZI
Clinique chirurgicale infantile		KIRMISSON
Clinique thérapeutique		ALBERT ROBIN

Agrégés en exercice.

MM.			
AUVRAY	DESGREZ	LEGRY	PROUST
BALTHAZARD	DUPRE	LEGUEU	RENON
BRANCA	DUVAL	LÉPAGE	RICHAUD
BEZANÇON	FAURE	MACAIGNE	RIEFFEL, chef
BRINDEAU	GOSSET	MAILLARD	des travaux anat.
BROCA (ANDRÉ)	GOUGET	MARION	TEISSIER
CARNOT	JEANSELME	MAUCLAIRE	THIROLOIX
CLAUDE	LABBE	MERY	Vaquez
CUNEO	LANGLOIS	MORESTIN	WALLICH
DEMELIN	LAUNOIS	POTOCKI	

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

GUSTAVE NEPVEU

Professeur à l'Ecole de Médecine de Marseille.

A MON MAITRE

MONSIEUR CH. RICHET

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine.

Hommage de respectueux dévouement.

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE

MONSIEUR DE LAPERSONNE

Professeur de Clinique ophtalmologique
à la Faculté de Médecine;

A MONSIEUR LE PROFESSEUR POZZI

A MESSIEURS J.-P. LANGLOIS ET MARION

A MES MAÎTRES DANS LES HOPITAUX

MESSIEURS BARIÉ,
LUCAS-CHAMPIONNIÈRE, CHARPENTIER,
SOUQUES, LERMOYEZ

A LA MÉMOIRE DE MONSIEUR BUDIN

L'étude qui suit, et offre l'investigation d'un phénomène particulièrement étendu, n'eût pas donné ses résultats sans la discipline de patience qu'inspire à ceux qui l'entourent M. le Professeur Ch. Richet. J'ai plus d'une fois, à l'improviste, rencontré dans les faits la vérification de ses prévisions. Ses larges vues sur les phénomènes qui m'occupaient et sur mainte question de cette Physiologie qui demeure la plus complexe et la plus simplifiable des sciences, m'ont fait connaître des heures que je n'oublierai pas.

En l'absence inopinée de M. Ch. Richet, M. le Professeur de Lapersonne voulut bien, avec une haute bienveillance, accepter de présider la soutenance de ce travail.

M. J.-P. Langlois m'a largement donné une hospitalité très appréciée au Laboratoire de Physiologie de la Faculté de Médecine, où ces recherches ont été faites.

Je dois beaucoup, pour certains points, à l'accueil et aux conseils de M. Weiss. J'ai trouvé de précieux matériaux d'étude dans le séjour que j'ai fait à Marseille, à la Station de zoologie marine d'Endoume que dirigent MM. Jourdan et Stéphan.

Je ne saurais enfin oublier que ce fut M. le Dr Ni-

cati, toujours attentif aux problèmes laissés en suspens, qui me fit connaître la découverte de Brown-Séquard et la controverse qu'elle a suscitée. Je lui adresse mes amicaux remerciements.

LA PHOTO-IRRITABILITÉ DE L'IRIS

Etude de physiologie comparée

AVANT-PROPOS

L'on peut concevoir qu'une déformation du milieu n'insère pas de modification dans la série des faits de la vie, quelque complexes qu'ils soient : mais, actuellement du moins, il n'est permis que de constater. On ne saurait donc assez reviser les faits d'inexcitabilité.

Il en est de deux catégories.

La première est l'inexcitabilité de tous les êtres ou tissus vis-à-vis d'un agent donné : ainsi, les forces magnétiques paraissent n'avoir aucune action sur la cellule. Pour bien constatés que soient des faits de ce genre, ils laissent place à l'hypothèse que les limites de l'investigation sont causes du résultat négatif. Néanmoins il n'y a là qu'un soupçon, et l'existence d'une catégorie de forces qui n'agiraient

absolument pas sur la vie ne heurte pas nos connaissances actuelles.

La seconde catégorie est d'aspect bâtard. Elle comprendrait les cas d'inexcitabilité de certains êtres ou tissus vis-à-vis d'un agent qui en irrite pourtant d'autres. La lumière en est le type.

Ce ne sont pas des soupçons, mais les objections les plus graves que soulève l'existence de cette catégorie mixte, aujourd'hui cependant admise sans conteste. Faut-il ou non la reconnaître, et l'opposer au groupe des excitants mécanique, thermique, électrique, chimique, à qui réagit toute vie sans exception ?

Il y a lieu de poser rigoureusement la question. Ou les agents de la catégorie mixte n'opèrent qu'en mettant en jeu un processus non spécifique, en déclanchant l'une des forces auxquelles toute vie réagit (ainsi la lumière agirait par l'intermédiaire de la chaleur) et alors il faut abolir cette catégorie, et en faire rentrer le contenu dans la classe des forces auxquelles toute vie est indifférente. Dans cette alternative, on admettrait d'emblée en ce qui concerne l'irritabilité les conséquences des énonciations qui terminent cet avant-propos. Ou bien ils opèrent par des processus qui leur sont particuliers, et l'on se trouve en présence d'un mode de réaction qui n'est identifiable à nul autre (1), d'une *propriété irréductible*, sorte de nombre premier de la physiologie générale.

1. A moins que, bien entendu, l'on ne passe à la réduction dernière en mouvements.

Dès lors, s'il s'agit d'une telle propriété, l'on se demande s'il est au pouvoir de l'évolution phylogénique ou embryologique de faire plus que la modifier, sans la créer ou l'anéantir, et si donc elle peut être offerte par une cellule sans que toutes la présentent à quelque degré.

En ce qui concerne la lumière, il y a à admettre qu'elle n'excite que certains tissus des difficultés particulières. Le fait qu'elle appartient à une série de forces dont d'autres termes, comme l'électricité, sont des excitants biologiques universels, l'énorme influence qu'elle a sur la vie planétaire qu'elle détermine toute par l'intermédiaire des végétaux, le pouvoir destructif qu'à des intensités considérables elle exerce sur tout tissu vivant, son action sur les organismes cellulaires, les cellules sensorielles, le tissu épithélial et, enfin, sur le tissu musculaire de l'iris des Poissons et des Batraciens, feraient de l'indifférence offerte à son égard par la plupart des tissus vivants une véritable singularité biologique.

Il n'y a rien de contradictoire à ce qu'il y ait en biologie des singularités, mais, au moins, les faut-il vérifier. Or, parmi les faits que je viens de citer, il en est un, particulièrement exceptionnel : l'iris, que la lumière meut par réflexe, se trouve de plus directement irritable par elle, mais cela seulement chez deux des six classes d'animaux à iris, et point chez les autres. Voilà bien, n'est-il pas vrai, le type de ces réactions limitées qu'on reconnaît à la lumière ?

Or, on verra qu'ici du moins les notions actuelles sont erronées : la photo-irritabilité de l'iris est un fait général.

Le travail le plus modeste a toujours un but. La présente étude voudrait suivre l'effort de ceux qui fondent la variabilité de la vie sur son uniformité et sa fixité essentielles. Il semble que leur conception, qui vaut pour l'espèce ou le tissu autant que pour la cellule, pourrait s'exprimer ainsi : si l'on rencontre chez un agrégat biologique une propriété irréductible à d'autres, l'on peut être sûr que tous les agrégats de même ordre la présentent — conséquence phylogénique et embryologique de cet autre fait : une propriété biologique irréductible (telle par exemple que l'irritabilité lumineuse) ne saurait se perdre ni s'acquérir.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE (1)

La connaissance de l'irritabilité lumineuse directe de l'iris, comme la plupart des autres faits de la science, a été l'œuvre d'un seul homme : on n'a fait qu'entrevoir avant lui le phénomène et que le vérifier après lui. C'est Brown-Séquard qui a posé et résolu le problème.

En 1841, F. Arnold observait le premier la persistance des réactions pupillaires chez l'anguille après ablation du cerveau, ou énucléation de l'œil. Mais, ayant cru remarquer qu'après l'ablation de la zone externe de l'iris la réaction fait défaut, il ne se prononça pas sur la question de savoir à quels éléments s'adressait la lumière. De fait, il ne cite pas la lumière au nombre des excitants (2) de la contractilité musculaire.

1. Voir la bibliographie à la fin du travail.

2. Voici la liste qu'il en établit : excitants mécaniques, air, eau, froid, chaleur, acides, alcalis, produits pharmaceutiques, poisons, électricité (II, 998).

En 1847 et 1849, Brown-Séquard publia, sans connaître les expériences d'Arnold, le résumé fort précis d'un mémoire qui ne parut qu'en 1859. J'aurai souvent l'occasion de me rapporter à ce beau travail, qui, en vingt-deux pages, expose et explique tant de faits. En voici les principaux.

On regarde, dit-il, comme démontré que la lumière n'agit sur l'iris que par l'intermédiaire de la rétine et des centres : cela est faux au moins pour les Batraciens et les Poissons. Dans ses expériences sur la Grenouille et l'Anguille, Brown-Séquard note : 1° jusqu'à cent contractions et décontractions en soumettant un œil énucléé tour à tour à l'obscurité et à la lumière ; 2° la persistance de cette motilité sur des yeux datant de plusieurs jours où les nerfs avaient cessé d'être excitables ; 3° sa présence chez des chambres antérieures séparées ; 4° sa mise en jeu par l'excitation d'une partie seulement de l'iris à l'exclusion de la rétine. Il en conclut que les fibres musculaires de l'iris sont directement excitables par la lumière. Puis il constate ces phénomènes de photo-irritabilité chez six autres espèces de Poissons et quatre de Batraciens, les nie pour les Reptiles et (sous certaines réserves) pour les Mammifères, les passe sous silence chez les Oiseaux. Enfin il étudie la variation des effets aux diverses régions du spectre et la contractilité à la chaleur.

Ces conclusions ne furent attaquées qu'à deux reprises. Budge, en 1855, prétendit qu'une excitation lumineuse dirigée sur l'iris seul, à l'exclusion de

la rétine, ne pouvait déterminer le resserrement pupillaire, et que l'iris isolé avec la cornée lui avait offert des résultats négatifs. Mais la technique était telle (il parle de « l'état de froissement » des iris sur lesquels il expérimentait) qu'il n'y a point à faire état de ses travaux. Il n'y a pas plus de cas à faire de ceux d'Edgren, contrôlés par Holmgren (1), qui crut ne supprimer fonctionnellement que la rétine en injectant de l'alcool fort dans le globe oculaire de la grenouille, et voulut voir dans le phénomène décrit par Brown-Séquard un réflexe intra-oculaire dont les extrémités étaient formées, d'une part par la rétine et, de l'autre, par le sphincter de l'iris.

Les autres observateurs confirmèrent les vues de Brown-Séquard. H. Müller, en 1859, se rangeait à ses conclusions et, contrairement à Arnold, déclarait que la lumière du soleil agit plus sur la zone interne que sur la zone externe de l'iris. Cependant il trouve une action faible, mais réelle, sur la portion ciliaire isolée de l'iris. Schur (1868) ajoutait que l'excitation postérieure de l'iris ne donne rien. Edw. Gysi (1879) étudiait les iris libres d'Anguille et de Grenouille, fit sur eux quelques mesures, et rechercha l'influence des diverses radiations à l'aide de solutions colorées.

Steinach, en 1892, reprit la question plus méthodiquement qu'on ne l'avait fait depuis Brown-Séquard.

1. Edgren, Holmgren, Müller et Gysi, cités par Steinach, dans l'historique très complet qu'il donne de la question.

Dans une série d'expériences bien conduites, sur quatre espèces de Poissons et cinq de Batraciens, il vérifia rigoureusement les faits établis par le physiologiste français. Il retrouva la réaction après cautérisation de la rétine ou chez l'iris complètement isolé, même après ablation de la partie ciliaire. Il établit que la zone externe de l'iris et le corps ciliaire sont inexcitables par la lumière. Il observait enfin la persistance du phénomène après atropinisation, éliminant ainsi une fois de plus l'appareil nerveux. Enfin, par une étude histologique, il situait le phénomène dans les fibres musculaires lisses pigmentées qui forment le sphincter dans les amphibiens et les poissons.

Il est regrettable que Beer, dans ses excellentes monographies (1892-1898) sur l'accommodation dans la série animale, n'ait abordé que chez les Poissons et uniquement pour contrôler les expériences de Steinach sur l'atropinisation de l'œil énucléé, le problème posé par Brown-Séquard.

Depuis 1892, aucune étude méthodique de la photo-irritabilité de l'iris n'a été faite. Cette intéressante question est même tombée dans un relatif oubli. C'est ainsi que Verworn, dans son excellent *Traité de Physiologie générale* (éd. française 1902) semble faire remonter la question à Steinach, et que l'*Encyclopédie d'Ophtalmologie* dont la documentation est d'ordinaire si abondante et si précise, fait de la photo-irritabilité de l'iris une propriété particulière à la grenouille rousse et à l'anguille.

En résumé : *la photo-irritabilité du muscle iris a été découverte et prouvée par Brown-Séguard chez les Poissons et les Batraciens seulement ; les recherches postérieures n'ont fait que confirmer les conclusions du maître, mais sans les élargir.* L'expression qu'en 1892 Steinach discernait aux travaux d'Arnold peut encore être reprise en 1907, mais en l'appliquant à l'œuvre du véritable initiateur : l'état de la question de la photo-irritabilité de l'iris ne s'est point « haussé » depuis sa découverte.

Cependant, si l'étude de la photo-irritabilité de l'iris, si bien commencée, cessait de progresser pendant un demi-siècle, le problème général de l'irritabilité lumineuse s'élargissait considérablement.

Je n'ai point à reprendre cette vaste question, mais à résumer brièvement les connaissances actuelles.

Il est établi que l'irritabilité lumineuse n'est, chez les animaux, nullement l'apanage de certaines cellules sensorielles, rétiniennes ou homologues. En dehors de l'action destructive vis-à-vis de tout tissu vivant que possèdent les lumières artificielles extrêmement intenses (cas distinct de l'irritabilité lumineuse proprement dite), sont excitables par la lumière :

A) Un grand nombre d'organismes unicellulaires (Engelmann, Verworn, etc.) ;

B) Le tissu épithélial (Protées aveugles, Grenouilles à nerf optique coupé, etc.). Les belles expériences

de Raphaël Dubois sur la Pholade dactyle (1892) ont une particulière importance, et nous reviendrons sur leurs résultats ;

C) Enfin, d'Arsonval (1891), agrandissant l'idée de Brown-Séguard, rechercha l'irritabilité lumineuse du tissu musculaire. Préalablement fixé à une membrane tendue, un gastrocnémien de grenouille, excité par un faisceau de lumière intermittente, rendit un son variable avec la période de l'excitation lumineuse. Bien qu'un tel résultat soit bien différent d'une contraction véritable, cette élégante expérience établit la photo-irritabilité du tissu musculaire strié.

D'autre part, la connaissance histologique de l'iris qui se rattache indirectement à ces expériences fournissait surtout à de longues discussions : innervation de l'iris (Müller, Boucheron, Arnstein et Agabow, Iérophéeff et Iwanoff, Bietti), présence de cellules nerveuses dans son tissu (affirmée par Arnold, Meyer, Gehrberg, niée par Pause, Formad, Andogsky, Seidenmann, et, tout récemment, estimée probable chez les mammifères par K. Münch), l'existence d'un muscle dilatateur (contre : Koyaneï, Retterer, Fruguele pour : Dogiel, Dostoievsky, Henle et Iwanoff, Vialleton, le remarquable travail de Grynfeldt, l'hypothèse de K. Münch ; chez les oiseaux, les travaux de Grünhagen, Müller, Cronfield, Durand, etc.). Nous reviendrons sur ces faits (1).

1. On trouvera de bons historiques de ces questions dans les travaux de Grynfeldt et Münch.

Frappé de l'intérêt que présente la photo-irritabilité de l'iris et du petit nombre des travaux récents qui s'y rapportent, j'en ai repris l'étude. Une expérimentation beaucoup plus étendue et plus précise que celle qui avait été employée jusqu'ici au problème l'a complètement transformé sous mes yeux. J'ai déjà, dans diverses notes, présenté certains résultats nouveaux : on trouvera ici l'exposé de ces recherches.

CHAPITRE II

MÉTHODE

Ce qui avait limité les connaissances à l'égard de la photo-irritabilité iridienne, c'est d'abord le manque d'instruments d'observation et l'absence de mesures. On distingue mal directement des changements de diamètre d'un dixième ou d'un vingtième et très lents. Je me suis appliqué à combler cette lacune.

Beaucoup de pupillomètres ont été déjà construits, et l'on trouvera dans le travail de E. Landolt (*in Græffe-Saemisch*, 1904) l'analyse des procédés de Bellarminoff, Schirmer, Schœfer, Coccius, Schadow et de Landolt lui-même. Aucun de ces procédés n'était ici applicable.

Il fallait un instrument :

1° Dont on pût se servir pour les yeux les plus différents ;

2° Qui donnât des mesures au vingtième de millimètre.

Deux procédés seuls peuvent s'adapter à tous les yeux énucléés : d'abord celui de la lunette avec échelle micrométrique interposée aux verres. Les inconvénients sont d'exiger un éclairage trop intense, une mise au point délicate, une longueur d'axe

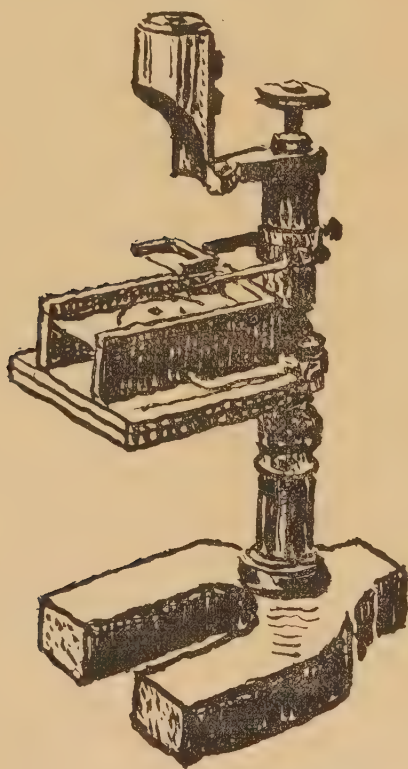


FIG. 1. — Pupillomètre pour œil énucléé.

gênante. — L'autre procédé est le plus simple et le premier qui me fût venu à l'esprit : lentille et règle graduée. Je m'appliquai à lui donner de la rigueur. Voici l'instrument que j'ai fait construire (fig. 1) :

Une tige à crémaillère (1) supporte : *a*) une lentille achromatique de + 10 dioptries ; *b*) une règle graduée en cristal placée un peu en deçà du foyer de cette dernière ; *c*) un petit viseur de cuivre. Elle est fixée sur une platine. Sur cette dernière se posent à volonté des platines accessoires à disque mobile, des cuves, etc., où se place l'œil énucléé. La lentille et la règle se meuvent du même mouvement, auquel peut à volonté s'associer le viseur de cuivre. Ce dernier repère le niveau du limbe scléro-cornéen de l'œil énuclé à examiner.

Les règles dont je me suis servi étaient divisées en demi ou quart de millimètre. Je faisais les lectures au dixième de graduation des premières, au cinquième des secondes.

Reste à interpréter ces chiffres. Expriment-ils les dimensions absolues de la pupille ? L'observation, d'ailleurs peu fréquente, de l'iris par sa face postérieure n'offre que les causes de non conformité provenant de l'instrument ; celles de l'œil entier énucléé y ajoute celles qui proviennent de l'interposition de la cornée.

1. La seule cause d'erreur notable (2) introduite

1. L'instrument que j'ai fait construire ne comporte, comme on le voit dans la figure, qu'une vis micrométrique à ample excursion. Cela est moins commode que la crémaillère.

2. Je laisse de côté, bien entendu, les erreurs provenant de l'aberration de sphéricité, etc. Elles sont d'un ordre de grandeurs qui n'a pas à être considéré ici.

par l'instrument, provient de la distance entre le plan de l'iris ou celui de son image virtuelle et le plan de la règle (elle n'eût pas existé dans un pupillomètre à lunette). Dans le pupillomètre à lentille, l'emploi du viseur, permettant de rendre invariable la distance qui sépare la cornée de la règle, ne donne des chiffres comparables entre eux que pour un œil unique. Les gros yeux d'Oiseaux nocturnes et ceux de Mammifères à ample bombement cornéen augmentent cette erreur ;

2° Deux causes de non conformité proviennent de l'œil.

A. — La plus considérable et de beaucoup, est l'amplification des images de l'iris par la chambre antérieure. Cette amplification, fixe pour une espèce (j'entends par là qu'après l'énucléation elle ne varie pas pendant toute la durée de la survie, si l'on empêche la dessication) est très variable suivant les espèces considérées, très faible chez les Poissons, très importante chez les Oiseaux et les Mammifères.

B. — L'autre cause d'erreur est l'aplatissement des parties périphériques de la cornée, l'astigmatisme équatorial, qui, ayant comme conséquence une amplification inégale des différentes zones concentriques du plan iridien, empêche de comparer deux lectures faites sur le même œil dans des zones différentes. Cet astigmatisme équatorial étant très faible chez la plupart des yeux pour des zones relativement centrales, et, d'autre part, les déplacements considérés ici étant d'amplitude peu considérable, cette

cause d'erreur est complètement négligeable. Seul le cas des Oiseaux nocturnes, qui joignent à un déplacement étendu un astigmatisme équatorial considérable, mérite d'être discuté, et le sera au chapitre VII.

Les mesures ainsi prises diffèrent donc des dimensions réelles de la pupille en des proportions fort variables, et qui, dans certains cas, doivent atteindre environ 40 o/o.

Mais nous ne comparerons jamais ces chiffres bruts, ni d'espèce à espèce, ni d'individu à individu : (ne sont-ils pas d'ailleurs viciés par la taille ?) Nous n'emploierons que les quotients déterminés pour chaque œil. Or, des causes d'erreur signalées plus haut, la mise en quotient ou indice élimine les deux premières, et ne laisse subsister que la troisième, qui, nous l'avons vu, est négligeable. En d'autres termes, le quotient des images pupillaires est égal au quotient des dimensions absolues de l'iris (1). Tout donc se passe comme si les mesures étaient prises directement sur l'iris.

En résumé, nous obtenons des indices rigoureusement comparables d'espèces à espèces, et l'ensemble des erreurs systématiques, résultant des conditions de mesure, ne donne lieu pour les indices à aucune erreur atteignant l'unité des chiffres considérés.

1. Plus exactement, en tenant compte de toutes les causes d'erreur, il en diffère par les décimales des chiffres indiqués ici.

— Il n'y avait jusqu'ici pas d'instruments, il n'y avait pas davantage de dispositif.

Brown-Séguard se servait tantôt d'une bougie, tantôt de la lumière solaire, et n'employa qu'exceptionnellement la cuve ou la lame d'alun qui rendent la lumière athermane. Les autres expérimentateurs n'usèrent même pas de cette précaution. Steinach améliora quelque peu la technique, fit ses préparations à la lumière rouge, se servit à quelques occasions d'une lentille pour projeter un faisceau sur quelques parties de l'iris à l'exclusion des autres.

J'ai établi un éclairage-type, invariable pour toutes les espèces étudiées, que j'ai employé pour toutes les mesures d'indices. Je me suis servi d'un manchon à gaz dont les rayons rendus parallèles par une double lentille, plan-convexe de 11 centimètres de diamètre, traversaient une solution concentrée d'alun de 15 centimètres d'épaisseur ; une nouvelle lentille plan-convexe les concentrait sur l'œil même. J'obtenais ainsi un éclairage aussi intense qu'à 3 centimètres du manchon.

Des mesures au foyer du système avec le thermomètre à boule noircie m'ont montré : 1° une élévation de température triple, la cuve étant absente (2°5 au lieu de 0°8) ; 2° Un résultat identique pour une plus grande épaisseur d'alun ; 3° En ajoutant au dispositif une solution concentrée d'iode dans le sulfure de carbone : la cuve étant absente, une élévation de 10.1 ; la cuve étant présente, aucune élévation

appréciable. J'en induis que le dispositif était physiquement athermane. Etant donnée la faible quantité de chaleur dégagée par l'absorption lumineuse, et la nécessité pour un effet thermique de différences brusques supérieures à 2 degrés, il l'était aussi physiologiquement.

Après avoir essayé de faire des énucléations à la lumière rouge (qui d'ailleurs, à l'encontre de ce que croyait Steinach, possède une influence notable sur l'iris), j'ai préféré la lumière diffuse très faible, moins active et de meilleure visibilité. L'œil, aussitôt enlevé, était placé à l'obscurité complète. Ultérieurement, chaque œil était mis dans une capsule séparée contenant de la solution saline à 8/1000, et gardé dans une boîte à conserver les plaques photographiques rigoureusement opaque, celle-ci étant placée dans les conditions de température connues.

Voici le procédé suivi pour la prise et la rédaction de toutes les observations. L'œil préalablement placé sur une platine accessoire (ou dans une petite cuve de verre contenant de la solution saline à 8/1000 : ce qui est indiqué par l'abréviation sol., saline) était tiré de l'obscurité (désignée par Ω). Une levée d'écran admettait la lumière-type continue (L. T.). Les lectures étaient alors notées à intervalles fixes de dix secondes, puis, après quelques minutes, de quinze secondes ou trente secondes, ce qui se prête à l'établissement de graphiques dont on trouvera quelques-uns ici. Je n'ai, pour plus de commodité de lecture, d'ordinaire reproduit ici que les chiffres qui, dans un

graphique, se trouveraient aux angles (variation de sens ou de vitesse des mouvements). Mais il va sans dire qu'à ces notations discontinues correspondait une observation ininterrompue.

Pour le calcul des indices, j'ai employé le diamètre d que l'œil offre immédiatement après sa sortie de l'obscurité et le plus petit diamètre d' pris à la lumière continue. Le rapport direct $\frac{d}{d'}$ ne permet que de sérier les iris ; le rapport de la différence des diamètres au diamètre maximal donne un chiffre bien plus significatif :

$$\frac{(d - d') \times 100}{d} = \text{indice de contraction}$$

qui représente en centièmes de diamètre l'excursion de l'iris.

Les indices donnés ici ont, sauf cinq à six exceptions dont il sera fait mention à mesure, été établis par moyenne pour les yeux de deux individus au moins, et, d'ordinaire, de trois à cinq. L'accord des chiffres a été remarquable et les divergences ne se sont guère produites que pour les décimales : je ne donne ici que les chiffres entiers.

L'énucléation a toujours été faite après la mort, sauf chez dix espèces de Poissons et un Oiseau que je n'ai pu me procurer vivants. J'indiquerai les réserves que je dois faire en ce qui les concerne.

Mes recherches ont porté sur environ 250 paires d'yeux et m'ont donné 12.000 ou 15.000 chiffres. On

ne trouvera ici qu'une faible partie des observations : une série de chiffres caractéristiques par espèce ou genre. J'ai cependant pris soin d'entourer tous les faits importants de mesures assez nombreuses et d'indications expérimentales assez précises pour que le contrôle en soit facile.

CHAPITRE III

ETUDE GÉNÉRALE DE LA PHOTO-IRRITABILITÉ SUR L'IRIS D'ANGUILLE

L'ampleur des mouvements de l'iris, la netteté parfaite de ce diaphragme, l'extrême minceur de la chambre antérieure qui permet des mesures quasi-directes, sont des caractères qui ne se trouvent réunis que chez quelques Poissons. L'œil d'Anguille les présente au degré le plus éminent : c'est lui que, à l'exemple de presque tous les observateurs, je vais prendre ici pour type d'étude.

Voici les faits actuellement certains, touchant la physiologie de l'iris d'Anguille *après énucléation* :

A. — La réaction à la lumière est conservée (Arnold) ;

B. — Le resserrement est plus rapide que la redilatation. Les deux états peuvent se succéder un grand nombre de fois jusqu'à 100 en une heure (Brown-Séguard) ;

C. — Cette réaction se produit même si l'on n'excite pas la rétine ou si elle est enlevée (Brown-Séguard) ;

D. — Elle se produit dans l'iris complètement isolé (Gysi), même si on enlève sa portion ciliaire (Steinach);

E. — L'action se manifeste même si l'on n'excite qu'un point de l'iris (Brown-Séquard, Steinach), de la zone interne mieux encore que de l'externe (H. Müller);

F. — Elle subsiste même quand l'œil est arrivé à un degré de putréfaction notable, après huit, dix, et même, dans un cas, seize jours, après que les cellules sensorielles et les extrémités nerveuses sont déjà désagrégées (Brown-Séquard);

G. — Cette réaction n'est point altérée par l'action de l'atropine (Steinach, Beer).

Il ressort des expériences C, D, E, que toute idée de réflexe à siège rétinien ou ciliaire, doit être écartée. Il ressort des expériences F, G, que les hypothèses d'un réflexe intra-iridien (si tant est qu'il existe des cellules ganglionnaires intra-iridiennes) ou d'une excitation des fibres nerveuses terminales ne sont pas plus à retenir.

La conclusion s'impose : les fibres musculaires lisses du sphincter iridien sont, chez l'Anguille, directement excitable par la lumière.

J'ai répété chez l'Anguille (1) les expériences précédentes (sauf G) : elles m'ont donné les mêmes résultats qu'aux autres observateurs — je n'en par-

1. Et sur plusieurs autres animaux, en particulier chez ceux dont j'ai été le premier à constater la photo-irritabilité iridienne (Oiseaux, etc.).

lerai donc point. D'autre part, le système de mesures qu'apporte ce travail va, dans un sujet encore mal connu, apporter quelque précision et révéler divers faits nouveaux.

Il s'agit, en somme, de connaître *comment le muscle lisse réagit à l'excitante lumière*. Ce problème, dont je n'exposerai ici que les données, offre un intérêt d'autant plus complexe que le muscle lisse en question, se trouve également être un sphincter.

I. — ŒIL ÉNUCLÉÉ ENTIER

Temps perdu. — 2''5 pour l'œil frais — 12'' à la fin de la période de photo-irritabilité.

Les phénomènes d'*addition latente* (Ch. Richet) sont faciles à chercher ici. Une excitation de $\frac{1}{10}$ de seconde de L T ne provoque pas de réaction ; quatre de ces excitations, espacées en 2'', en donnent une.

Excitation isolée. — L'œil, excité par 1'' de L T présente 7'' le maximum de contraction correspondant à un indice de 15 ; la redilatation commence en 25'', s'achève en 1'.

Amplitude de la réaction à la lumière continue. — Correspond à un indice moyen de 64 (Tableau, A, T). Je n'ai observé que des variations de deux ou trois unités autour de ce chiffre. Les individus d'été ne diffèrent pas sensiblement des individus d'hiver.

Contracture par photo-irritation. — Chez des yeux déjà excités à plusieurs reprises, la contraction est plus rapide (Tableau)

TABLEAU I. — Réactions de l'Anguille

Indiv.	Variabilité du type							Decontr.	Paresse		Contracture				C
	A ¹	A ⁶	A ¹⁷	A ²²	A ³³	A ³⁷	G		D ¹	D ³	T ¹	T ²	T ³	T ⁴	
Temps	Imm.	2 .	4 j.	5 j.	7 j.	9 j.	6 j.	A ⁷	2 j.	6 j.	Imm.	»	»	»	A ¹
0'	32	22,5	31	32,5	27	26,5	39,5	12,5	25	26	32	22,5	30	31,5	21,5
10"	20,5	21	29	24,5	24		38,5				25	19	25	21,5	16,5
20"	16,5	18,5	27	24	22,5	26	37,5	13,5			20	16,5	18	16	13
30"	15	16	24	23,5	20	25,5	36,5			22	18	15	16	15	10,5
40"	13,5	15,5	22,5	21	19		35,5	15		19	17	14,5	15	13	9,5
50"	13	15,5	21,5	20,5	18		36		16		15	14,5	14,5	12	9
1'	12,75	15,5	21	20	17,5		34,5	16,5		18	14	15	15	11,5	8
1'10"		15	20,5		18		33,5				13,5	15,5	15,5	10,5	
1'20"		14,5	20	19,5	18,5	25	32,5	17,5		16,5	13			10	
1'30"	12,5	14,5	20		19		33				12,75			9,5	
1'40"		14,5	20		18,5		34	18,5		16			15,75		
1'50"		13,5	20		18		35			15,5					
2'	12	13,5	20	20,5	18,5	25,5	33,5	19,5	15,5	15		15,75			
2'10"		13,5	20,5		18,5		33				12,5				
2'20"		13,5	20,5	21	19			20	15						
2'30"		12	21	21,5	19,5	25	34					16	16		7,5
2'40"			21,5		19,5			20,5							
3'	II	22			19,5			21		15,5		16,25			
3'20"		22	22	19,75				21,5	16						
3'30"		22,5		20		33			15						
3'50"				20											
4'		23		19,5	25,5			22,5		15					
4'30"	12,5			20	25,5	33,5									
5'		23		20	25,5	34,5									
5'30"		23,5		19,75	26										
6'		24	22,5	20		33	24			15				9,5	8
6'30"	13			20,25	25										
7'				20,5	25,5	34			14	13,5	12,5			9,75	
7'30"			23	20	25	35,5									
8'	II	13,5	24	20,5		37				13	13				8,5
8'30"		14	24,5	20,5		37,5									
9'		14	24,5	20,5	25,5					14	13,5			10	
10'	II,5	25		20,75	25			13,75							9
II'															
12'	12		23	20,5				14,25	13,5	14,5					
15'		25,5		21		35,5		13	13,5					10,25	
20'	13	26		20,75		36		12,5		15					9,5
30'				21		37,5		11	13	15,5				10,5	
50'				22				10,5	14	16				10,75	
				23,5				10	15	17,5					

l'œil T est énucléé à la demi-obscurité, mis 15' à Ω , puis excité 50' par $LT = T^1$. Puis 5' à Ω : 3' de $LT = T^2$. Puis encore 5' de Ω ; 3' de $LT = T^3$). Si les excitations ont été longues ou nombreuses, il peut, même après un repos de plusieurs heures à Ω , offrir à une excitation nouvelle une réaction toute particulière : d'une amplitude et d'une rapidité exception

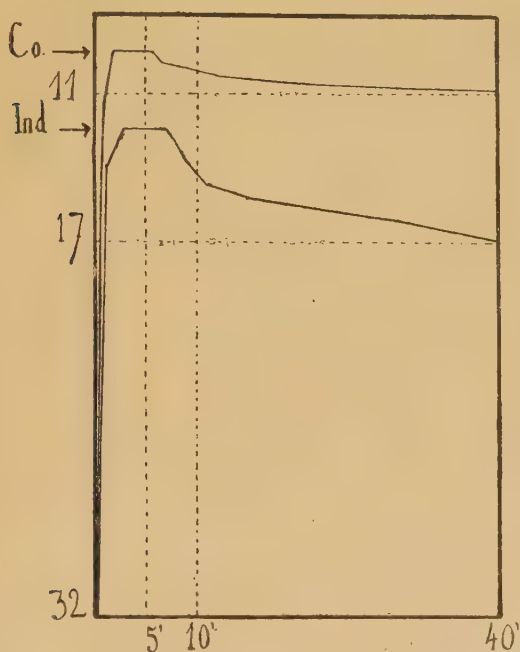


FIG. 2. — Contraction et contracture chez l'iris d'anguille
(V. Tableau 1, T 1 et T 4).

nelles (Tableau : l'œil T, placé après les excitations énumérées 3 heures à l' Ω , $LT = T^4$). Elle peut équivaleoir (1) à un indice de 71 ou 72. Anticipant sur des faits étudiés plus loin,

1. Ces résultats sont étroitement comparables à ceux que donne le muscle strié (Cf. Ch. Richet. *Physiologie des muscles et des nerfs*, pp. 93-100 et *passim*).

je note, l'excitation continuant, une décontraction beaucoup plus lente qu'à l'ordinaire, et, de même, l'excitation cessant, à l'obscurité, une relative lenteur de relâchement. Au bout de 12 heures environ, à l'obscurité, le phénomène est suivi d'un relâchement remarquable de la fibre iridienne. — Il s'agit, en somme, d'une véritable contracture par photo-irritation (1).

Délais du maximum de contraction. — Pour l'œil frais, 2' à 3' environ.

En dehors de tout phénomène de contracture, le maximum est, au cours de la phase de survie, atteint d'abord plus lentement, puis plus vite. On verra (Tableau) que, pour l'œil A, le maximum a été atteint :

Les premières heures après l'énucléation en 3'.

2 jours	4'30"
4 et 5 jours	1'20"
7'	1'
9'	1'20"

Chez l'œil D', bonnes conditions, quatorzième jour, minimum en 1'30". Etc.

Paresse. — J'ai constaté un phénomène curieux : des yeux, laissés un temps très long (5 à 10 jours) à l'obscurité immédiatement après l'énucléation, ne réagissent, lorsqu'ils viennent d'en être tirés qu'avec une extrême lenteur (Tabl. D¹, 6 jours). J'attribue à ce fait une cause toute mécanique : changements cadavériques de consistance de l'iris autour du muscle encore

1. J'ai retrouvé ce phénomène chez beaucoup d'autres animaux et ne l'ai, pas davantage que chez l'anguille, pris comme base des indices. Pour avoir le chiffre de la contracture, il suffit de majorer celui de l'indice de $\frac{1}{8}$.

vivant. Il est, en effet, à noter que, pour des périodes plus avancées de la survie de l'iris, et sans doute à cause de la putréfaction commençante qui ramollit les tissus, on ne trouve plus le phénomène (D³, 9 jours). Entre autres, l'autre œil D', du même animal, laissé non pas 6, mais 14 jours à l'obscurité, donne :

$$LT : 0 = 21$$

$$1'30'' = 16$$

$$6' \text{ et } 10' = 17$$

Et l'œil déjà cité D présente au quinzième jour :

$$LT : 0 = 16$$

$$1'30'' = 15$$

$$1' = 14$$

$$6' = 16$$

Le relâchement à l'obscurité. — Moins prompt que la contraction à la lumière. Délai 10'' (v. tableau A7).

Continu d'abord, il devient oscillatoire quand les oscillations apparaissent pour la contraction.

Forme au début : continuité, décontraction. — A la lumière continue, les trois quarts de la contraction s'effectuent entre la cinquième et la vingtième seconde. Puis la vitesse décroît peu à peu (A₁, A₆, A₁₇, T₁, T₂, T₃).

Il y a un plateau, correspondant à la contraction maximale. Après un certain temps, et l'éclairage continuant toujours, l'iris se décontracte peu à peu, et d'autant plus tôt et plus vite que l'énucléation est moins récente.

La contraction maximale dure chez l'œil frais environ 5' ; elle n'est plus que de 1' à la fin du premier tiers de la durée de la photo-irritabilité, de 10'' à 15'' vers la fin du second tiers : elle augmente de nouveau à la phase d'inertie terminale.

Il est un point important : ces réactions sont toujours chez l'œil d'anguille qui n'a point dépassé le premier quart de la phase de photo-irritabilité, *continues pour une lumière continue.*

Il y a contraction, puis décontraction, sans à-coup ni oscillations.

Formes postérieures : oscillations. — Un nouveau phénomène apparaît après le premier quart de la durée de photo-irritabilité de l'iris d'anguille : l'oscillation (V. la figure, et au tableau, A 33, A 37, G, DI, DZ. J'ai pour A 33, copié par exception et pour ne point laisser d'ambiguïté au phénomène, tous les chiffres qui trouvaient place au tableau). J'insisterai sur ces oscillations aux chapitres XII et XIII.

L'agonie de l'iris : latence agonique et tonus lumineux. — Quand l'iris a perdu sa contractilité à la lumière continue aussi prolongée que l'on voudra, on peut encore le faire contracter par une série d'excitations lumineuses discontinues. C'est là un intéressant phénomène de *latence agonique*.

Le dernier signe de photo-irritabilité est celui-ci : si, chez un œil qui ne réagit même plus aux excitations lumineuses discontinues, l'on déforme avec précaution l'iris (soit par pressions sur la cornée, soit par tiraillements exercés sur l'œil), l'ouverture pupillaire prend mécaniquement une forme irrégulière, plus ou moins polygonale, dont les angles restent invariables à l'obscurité. Or, à la lumière, la pupille redevient circulaire en 3' ou 4', sans d'ailleurs diminuer de diamètre. Il s'agit là d'une sorte de *tonus lumineux*.

L'œil droit le présentait encore quarante huit-heures après la phase de latence agonique.

Après la disparition de la photo-irritabilité. — Un iris qui vient de perdre sa photo-irritabilité n'est pas encore mort, et réagit encore à l'électricité, la chaleur, les agents chimiques, dont l'action disparaît ensuite dans cet ordre. Cette *dissociation de la perte des diverses excitabilités* est un fait agonique des plus intéressants : je l'étudierai ailleurs (Ch. XIII).

II. — CHAMBRE ANTÉRIEURE SÉPARÉE OU IRIS LIBRE

1° *Indice de la chambre antérieure séparée.* — La portion de l'œil située en dehors de la chambre antérieure n'a pas chez l'œil énucléé, cela résulte des expériences d'autres auteurs cités plus haut, une influence indispensable, ni même prépondérante sur les réactions de l'iris. Mais en a-t-elle encore quelque une ? Rien ne permettait de l'affirmer ni de le nier.

J'ai, dans la solution saline, sectionné l'œil au niveau des insertions irido-cornéennes, en respectant le cristallin. J'ai laissé la chambre antérieure reposer sur ce dernier, mis le tout sur une lame de verre et desséché au buvard avec soin pour empêcher le flottement de la chambre antérieure.

J'ai observé l'indice de cette sorte d'œil antérieur comparativement à celui de l'œil énucléé, entier du même animal. Par un accord remarquable, où le hasard est sans doute pour quelque chose, j'ai trouvé 63 contre 63 (tableau). J'ai reproduit ces expériences dans des conditions mécaniques un peu moins réussies pour un autre œil, et j'ai eu 59 contre 62.

Il résulte de cette expérience, que les portions de l'œil étrangères à la chambre antérieure n'ont chez l'œil d'anguille, même immédiatement après énucléation *absolument aucune influence* sur sa contraction.

(J'ajouterai cette remarque que, sur l'œil énucléé entier, lorsqu'on fait tomber sur l'iris un rayon incliné, l'ouverture pupillaire prend la forme d'un ovale à petite extrémité dirigée vers le foyer lumineux : il est aisé de se rendre compte que

l'inverse se produirait si la rétine était à un degré notable l'origine de la contraction iridienne).

2° *Excitation de la face postérieure de l'iris.* — Schur avait déclaré que l'excitation de la face postérieure de l'iris ne produit pas de réaction chez l'anguille.

J'ai préparé un œil antérieur selon la technique qui vient d'être exposée et l'ai mis sur une lame de verre. Puis, réfléchissant la lumière-type, je l'ai envoyée par le trou de la platine du pupillomètre (en renversant de 30 degrés environ la partie supérieure de celui-ci) à travers la lame de verre, et excité ainsi la face postérieure de l'iris. Divers écrans, sous la lame de verre et en avant d'elle, empêchaient toute irradiation. Dans ces conditions la face postérieure était seule excitée.

J'ai de la sorte obtenu une réaction considérable (correspondant à un indice de 35), bien que moins ample que par l'excitation antérieure. Cette lumière réfléchie était d'ailleurs, cela va de soi, moins intense que la lumière-type, mais dans une proportion que je n'ai pas appréciée.

La photo-irritabilité de la face postérieure de l'iris est donc presque aussi considérable (et peut-être autant) que celle de la face antérieure.

3° *L'iris libre.* — Ce fut l'erreur de Budge d'expérimenter sur les iris flottants. Selon les conditions de l'expérience, j'ai obtenu à L T tantôt des resserrements presque inappréciables, tantôt, comme Gysi, l'oblitération complète de la pupille.

Après avoir détaché les iris de plusieurs jours, et leur avoir rogné la portion ciliaire, je les ai mis, comme des coupes histologiques, entre lame et lamelle, à forte tension, avec de la solution saline. J'ai eu :

$$L T = 16 - 13 (3').$$

Redilatation à l'obscurité jusqu'à 15, 5 (5').

Par la face postérieure, réaction plus faible 23—21.

En somme, ces expériences constatent, pour la première fois :

1° Les caractères précis de la réaction dans l'œil récemment énucléé (temps perdu 2'5, contraction maximale en 3', décontraction au bout de 12', continuité du phénomène) ;

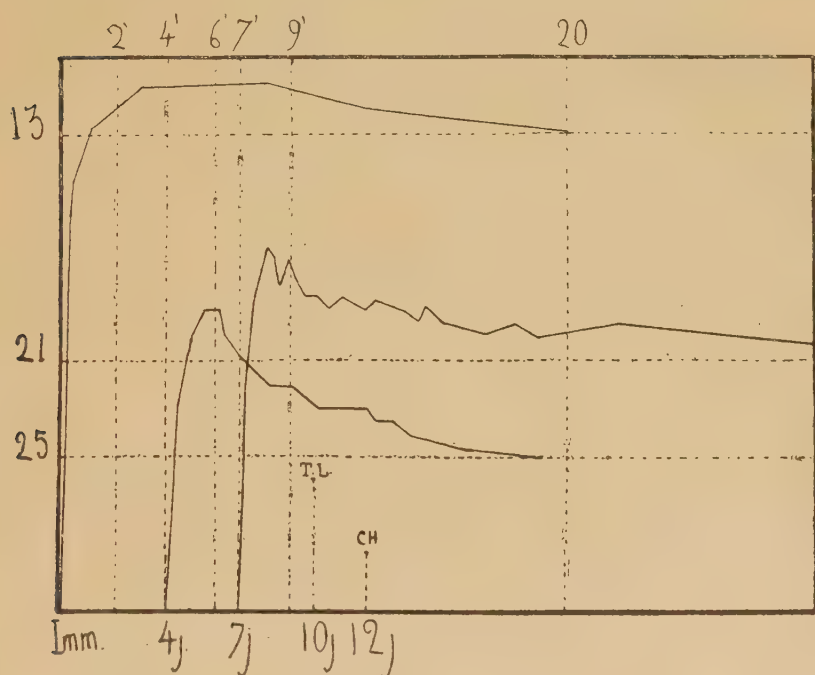


FIG. 3. — Variabilité des réactions chez l'œil énucléé d'anguille au cours de la survie. Anguille A (V. tableau I).

2° La variation de ces phénomènes au cours de la phase de survie : modification des nombres précédents, apparition des oscillations ;

3° Les phénomènes de l'agonie de l'iris : latence agonique, tonus lumineux, disparition successive, réactions à la lumière, l'électricité, la chaleur, les agents chimiques ;

4° La preuve par l'identité des indices obtenus avant et après séparation de la chambre antérieure que, même immédiatement après énucléation, il ne faut chercher en dehors de l'iris aucune cause, même accessoire, à ses réactions ;

5° La photo-irritabilité considérable de la face postérieure de l'iris.

CHAPITRE IV

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES POISSONS (1)

Brown-Séquard, après avoir étudié l'iris de l'Anguille, notait la photo-irritabilité chez divers Cyprinidés et chez le Brochet. Il estimait le resserrement à un huitième ou un dixième environ, ne remarquait d'autre différence avec celui de l'Anguille que la faible amplitude et arrêta là ses investigations (2) : ses conclusions pourtant s'étendent à toutes les classes des Poissons. Steinach, à peu près de même, étudia l'Anguille, le Brochet, la Perche et la Truite. C'est enfin chez la Sole et la Baudroie, on l'a vu, que Beer notait la persistance de la réaction après injection d'atropine.

J'ai repris chez les Poissons l'étude de la photo-

1. Une partie des recherches sur les Poissons et les Céphalopodes a été faite à la Station de Zoologie marine d'Endoume.

2. Il dit dans une note, conçue en termes vagues, l'avoir revue depuis la rédaction de son mémoire chez des Poissons de mer. Il ne nomme que la Plie et la Sole.

irritabilité sur une vingtaine d'espèces dont la plupart n'avaient pas encore été examinées à cet égard et appartenant aux groupes les plus différents.

J'ai pu me procurer vivantes onze d'entre elles, je n'ai eu les dix autres qu'un temps variable après la mort (1).

RAJA CLAVATA (Raie). — Divers, morts, conditions diverses.

L T = oscillations variables (autour de petits diamètres de 40 ; 35,5 et 29) l'irrégularité de la pupille rend les mesures illusoires.

Types analogues à celui des Céphalopodes.

Indice = Existe.

ACIPENSER STURIO (Esturgeon). — Individu unique, mort.

Date de trois jours, chaleur moyenne 19 degrés.

L T = 52,5 — 51,5 — 51 — 51,5 — 51,75

Autre œil L T = 53,5 — 51,5.

Lelendemain L T = invariable mais, porté de 18° à 35° = 50-51°

$$\text{Indice} = \frac{3,7 + 2,8}{2} \times 4 = \text{environ } 13. \text{ (voir note ci-dessous).}$$

1. Si la modalité des excursions iridiennes ne s'altère pas en général chez l'animal mort, leur amplitude et par suite l'indice diminue progressivement en fonction du temps et surtout de la température. Pour obtenir l'indice primitif, de nombreuses mesures comparatives m'ont montré que, chez des yeux datant respectivement de un, deux ou trois jours, il faut, à température basse, multiplier par 1,1 — 1,2 — 1,3 — à température moyenne (10 à 15°) par 1,4 — 1,7 — 2 — à température élevée 2 — 3 — 4. En faisant la moyenne de plusieurs résultats, on obtient des chiffres qui sont loin de présenter la rigueur de ceux que l'on a directement, et que l'on ne doit citer que sous réserves, mais dont l'ordre de grandeur est certain.

TABLEAU II. — *Physostomes*

Temps d'excitation	Carpes				Goujons		Tanche	Truite
Date d'énucl.	E Imm.	A Imm.	B Imm.	B 3j.	A Imm.	D Imm.	B Imm.	C Imm.
0"	48,5	70,5	68	64	16	20	45	34,5
10"	48	69,5	66,5		15		44	33,5
20"	46,5	69	66	63,5		19,5	43,5	33
30"		68,5	64,5	63		19	42	32,5
40"	46,25	68	64		15,5	18	41,5	
50"	46,5	67,5	64,5					33
1'				63,5			41	
1'10"		67		64		18,5		33,5
1'20"	46		65				41,5	
1'30"	45,75							
1'45"			64,5					
2'			64					
2'15"	45,5							
2'30"		66,5	64,5			18,75		34
2'45"		66					41	
3'	45,25	65,5			15	19		33
3'30"	45					19,25	40,25	
4'	45,25		64,75	63,5		18,5		
4'30"						18,25		
5'			64,5	63		18,5	2 oscil.	
6'	45	65	64	63,5		19,25		34
7'					15,25	19		
8'		65,5		62,5	15,5			
9'			63,5			18		34,5
10'	45,25	64,5		63		18,5		
11'					15,75	18,25	40	
12'	45	64,25	63	62	16	18,5	(3 osc.	35
15'	44,5	64	<i>id.</i>	60,75	15,5	1		—
20'	45	64,25	—	59,5	15,25	17,5	40	
30'	<i>id.</i>	—		<i>id.</i>	15	<i>id.</i>	<i>id.</i>	
45'	—			<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	—	

CYPRINUS CARPIO (Carpe). — (Voir le tableau et la figure 3).

Procurés vivants hiver et été.

La réaction de l'animal A, représentée au graphique, provient d'un œil énucléé et à Ω depuis une heure. L'œil de l'individu B (peu après énucléation, il venait d'être fatigué : $LT = 69,5 - 64,5$ en 1'). Ce même œil manipulé deux heures chaque jour à 15° , le reste du temps à une température moyenne de 2° donne :

Onzième jour plein, $LT = 61,25 - 60 - 60,5$ invariable à l'excitation d'une heure.

Quatorzième jour plein, $LT =$ réaction de 0.5.

Quinzième jour plein, $LT' =$ rien.

Quinzième jour plein, par la chaleur (40°) = $61,5 - 60$.

Réactions un peu moins amples en été (E juin ; A janvier ; B et C, février).

Ind. = 9 (exactement 9, 2 en hiver et 8,3 en été).

GOBIO FLUVIATILIS (Goujon). — Procurés vivants (Voir tableau). Dans les mêmes conditions que l'œil de la carpe : septième jour plein : $LT =$ invariable, mais réagit encore à la chaleur.

Ind. = 10.

TINCA VULGARIS (Tanche). — Procurés vivants. (Voir tableau). L'œil de l'individu B. dans les mêmes conditions que l'œil de la carpe.

Cinq jours $LT = 40 - 39 - 39,5$.

Treize jours $LT =$ réaction de 0,5.

Quatorze jours $LT =$ invariable chaleur 38 à 36.

Ind. = 11.

TRUTTA FARIO (Truite). — (Voir tableau).

Vivantes. Été. ♀

Autres : petit diamètre LT ; 0'' = 46,5 40'' = 45,5
 10'' = 45,5 50'' = 46,5
 20'' = 45 1'20'' = 46

Le petit diamètre se rétrécit beaucoup plus vite que l'autre :
 six fois plus en moyenne.

Ind. = 5 (*été*).

OSMERUS EPERLANUS (Eperlan). — Morts ; datent de deux jours.
 Chaleur = 16°. Entre autres :

LT = 52 — 51 (2') — 50,5 — 50 — 51 — 515.

Ind. = env. 8.

CLUPEA HARENGUS (Hareng). — Morts. Conditions très diverses.
 Les meilleurs (un jour, température très basse).

LT = 55 — 50 (grand diamètre) et 47 — 45 (petit diam.).

Résistance, température de 12 à 15 degrés = dix jours lumière et onze jours chaleur.

Autre (datant de deux jours ; température moyenne = 18).

LT = 41,5 — 40 (grand diamètre) et 41 — 40 (petit diamètre).

Ind. = env. 11 (grand diamètre).

ANGUILLA VULGARIS (anguille commune). Voir chapitre III.

Ind. = 64.

CONGER VULGARIS (Congre). — Procurés vivants. Peu après l'énucléation :

LT ; O	= 56.	4'	= 51,75
15''	= 52,5	5'	= 52,5
1'	= 52	6'	= 51,75
2'	= 52,5		
2'15''	= 53		

Un autre (deux jours à 18°) montre une diminution d'indice

particulièrement faible, et qui rapproche la résistance du congre de celle de l'anguille :

1 ^{er} œil	LT ; O = 109.	2 ^e œil	110.
	15'' = 107,5		109.
	30'' = 105,5		107.
	50'' = 104,5		105,5
	1' = »		104,5
	1'30'' = 105		105,5
	5' = 109,5		109.

Ind. = 8.

MERLANGUS VULGARIS (Merlan). — Divers, morts. Conditions très diverses. Voir tableau.

L'individu du tableau était fort bien conservé à température basses.

Ind. = env. 10.

MERLANGUS CARBONARIUS (Colin). — Divers, morts, conditions analogues.

$$\begin{aligned} \text{L T} &= 240 - 232 \text{ (2 jours à } 19^{\circ}\text{.)} \\ &= 241 - 234 \end{aligned}$$

Redilatations et oscillations.

Ind. = env. 9

SOLEA VULGARIS (Sole). — Mortes, diverses conditions.

L'une, deux jours à température basse.

L T o	= 35	2'	= 33
10''	= 32,5	2'30''	= 32,5
30''	= 33	4'	= 32,25
50''	= 32	7'	= 33
1'30''	= 32,5	10'	= 32,5

Autres, grande contraction en 45'' et 50''

Ind. = env. 11 (Grand diam.)

TABLEAU III. — *Merlan et Acanthoptères*

Temps d'excitation	Merlan		Rascasse	Crenil.	Baudroie
Date d'énucl.	2 j.	5 j.	Imm.	Imm.	Imm.
0	65	69	44,5	31	52
15"	64,5	68	44		42,5
30"	64	67,5	43,5	30,75	38,5
45"		67	43,25	30,5	35
1'	63	67,5	43	30	33
1'15"	62,5			30,5	32
1'30"					
1'45"				31	
2'	62	68	42,5	30	
2'15"					33,5
2'45"				29,5	35
3'				29	35,5
3'15"		67,5			
3'30"		68	41,5		36,5
4'			41	28,5	
4'30"		67,5			36
5'	62,5	67,75	40,5	27,5	36,5
6'				26,25	35,5
7'		67,5		25,75	36
8'	61,5		40	25,5	35,5
10'	61	67,25	39,5		
12'	60,5			25,5	35
15'	60,25			24,5	
20'	<i>id.</i>				35
30'	—	<i>id.</i>	39	<i>id.</i>	—

PLEURONECTES PLATESSA (Carrelet). — Plusieurs, morts.

L'un, deux jours :

L T 66 — 63 — 62 (1') — 66 — 65 etc.

= 73 — 71 — 725

Ici encore, rapidité à noter (1).

Ind. = *env.* 14.

SCORPOENA PORCUS. (Rascasse). — Procurés vivants. Voir le tableau et le graphique : lenteur et continuité.

Jamais, au cours de la survie, ni oscillation, ni même après 1 h. 1/2 d'excitation lumineuse, de redilatation.

Ind. = 12.

TRIGLA PINI (Rouget). — Plusieurs, morts, conditions diverses.

Réactions analogues à celles de la Rascasse : ni oscillations, ni redilatations. Egalement invariable pendant la survie. C'est ainsi qu'un œil de cinq jours (temp. basses), passe à L T de 69 à 68,5 en deux minutes et à 68 en une heure, et que la motilité à la chaleur reste considérable après l'abolissement de la motilité à la lumière.

Ind. = *env.* 8.

CRENILABRUS PAVO (Crénilabre). — Procurés vivants. (Voir Tableau et figure).

Remarquer la lenteur et l'ampleur de la courbe, ainsi que le crochet, généralement unique ou double.

Ind. = 21.

LOPHIUS PISCATORIUS (Baudroie). — Procurés vivants. (Voir tableau et figure).

Remarquer l'ampleur, les oscillations, la redilatation.

Ind. = 39.

1. Chez *Pleuronectes limanda* (Limande), de deux jours, j'ai également eu des contractions rapides :

L T 0 = 63,5

40'' = 63

10'' = 62,5

1' = 62 puis oscillations

et redilatations.

SCOMBER SCOMBRUS (Maquereau). — Plusieurs, morts. L'un (deux jours. Temp. 18°).

LT = 45 — 44 (50') — 44,25 et redilatation à oscillations.

Ind. = env. 5.

SERRANUS HEPATUS (Serran). — Procurés vivants.

LT : 0 = 38 1'30" = 36,5

30" = 37,5 6' = 37

50" = 37 Oscillations.

Remarquer l'amplitude faible, ainsi que celle du suivant.

Ind. = 4.

GوبيUS MINUTUS (Gobie). — Procurés vivants.

LT, 0 = 36 1'15" = 35,75

15" = 35,5 2' = 35,25

30" = 35 Redilatation.

1' = 35,5

Ind. = 3.

Avant d'essayer un rapprochement entre les divers types que l'observation vient de nous révéler, il est indiqué de demander à l'histologie les détails qu'elle peut donner.

L'on sait que l'iris des Poissons comprend, d'avant en arrière : 1° La surface endothéliale antérieure ; 2° Une couche argentine, à laquelle il doit son pouvoir réfléchissant. L'argentine est doublée en arrière par une couche de cellules pigmentées munies de prolongements : ces cellules ont une grande analogie avec les chromatophores cutanés. C'est à elles que seraient dus les changements de couleurs que l'iris des poissons présente souvent en quelques heures ; 3° Une substance propre particulièrement

abondante : tissu conjonctif, vaisseaux, éléments pigmentés, fibres musculaires ; 4° Une membrane basale (Motais). L'on ajoutera à ces constatations celles de Steinach, qui ne trouva jamais dans l'iris de l'anguille, des fibres lisses dépourvues de pigments.

Il n'y a guère à relever dans ces faits que la présence des chromatophores : peut-être ces derniers ont-ils quelque influence, sinon sur le fait même de la photo-irritabilité (et Steinach, p. 510-513 en rejette l'hypothèse avec raison) mais sur la forme. En l'état de notre connaissance histo-anatomique de l'iris des poissons, il n'y a pas à tenter d'établir un parallèle entre une série de particularités morphologiques et une série de données de physiologie.

Passons rapidement en revue les résultats qui précèdent.

Le Sélacien étudié (Raie) se rapprocherait du type des Céphalopodes, le Ganoïde (Esturgeon) de celui des Physostomes.

Si l'on en excepte les Apodes, le groupe des Physostomes offre à l'égard de la photo-irritabilité une certaine cohérence : indices moyens, existence générale d'oscillations. On remarquera la quasi-identité chez les trois Cyprinidés examinés (Carpe, Tanche, Goujon), la réaction un peu plus rapide chez le Hareng et plus encore chez la Truite.

Le type tout à fait spécial de l'Anguille : indice énorme et réactions continues, a été déjà étudié (Ch. III). Le type du Congre n'a d'autre analogie avec celui-ci qu'une certaine rapidité de contraction : il

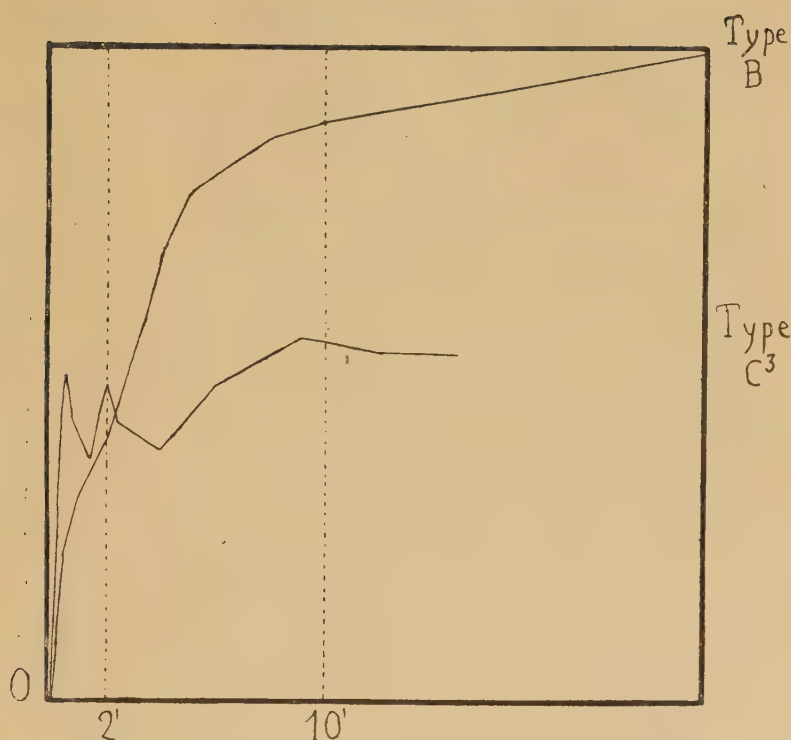


FIG. 4. — Les types B (continu) et C (à oscillations) chez les Poissons Rascasse et Carpe (Tableau II)

en diffère profondément par les autres caractères, (oscillations, indice faible) qui le rapprochent des autres Physostomes. Une telle différence entre deux genres aussi voisins que l'Anguille et le Congre est un fait notable, sur lequel nous reviendrons.

Les Anacanthiniens paraissent posséder : d'une part (Gadidès: Merlans) des réactions assez lentes, de l'autre (Pleuronectes) un type à contraction prompte, à oscillations et redilatations marquées, à indices un peu plus élevés.

C'est dans le groupe des Acanthoptères que nous

trouvons le plus de variété et d'intérêt. Il se divise en trois catégories :

La première (Triglidés : Rascasse, Rouget) offre une réaction tout à fait caractéristique : continue et lente. Elle est continue, sans oscillation, et demeure telle pour tous les degrés d'intensité lumineuse et à tous les stades de la survie iridienne — elle est lente, vingt à trente fois plus que chez l'Anguille, quatre fois plus que chez tout autre Poisson. Son amplitude est moyenne.

La seconde (Crénilabre, Baudroie) est remarquable par son ampleur. Le Crénilabre, avec son oscillation unique ou double, sa lenteur relative, son indice moindre, fait transition avec la première catégorie. De même, décontraction rapide chez le Baudroie, et point encore ébauchée chez le Crénilabre après quarante minutes.

La troisième (Maquereau, Gobie, Serranus) forme à oscillations banales, rapide, remarquable de petitesse.

Voici un tableau qui donne une vue d'ensemble de ces résultats. Je n'ai pas examiner ici la valeur relative des diverses indications : on se reportera au chapitre XIII.

Photoirritabilité chez les Poissons	Contraction continue	Rapide	Anguille	(Type A)
		Très lente	Triglidés	(Type B)
	Contraction discontinue	Rapide	Baudroie ; Acanthop. à petits indices Congre Pleuronectes	Type C ¹
		Durée moyenne	Salmonidés ; Clupéidés	Type C ²
		Lente	Gadidés Cyprinidés Labridés	Type C ³

CHAPITRE V

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES BATRACIENS

La Photo-irritabilité a été signalée par Brown-Sé-
quard chez les Batraciens en même temps que chez
les Poissons.

Il expérimenta sur les Grenouilles verte et rousse,
les Crapauds bruns et accoucheurs et la Salamandre
crêtée. Il observa que : la vitesse et l'étendue du
mouvement pupillaire sont plus considérables chez
la Grenouille rousse que chez les autres Batraciens ;
que les réactions sont bien moins sensibles en été
qu'en hiver ; que l'iris se resserre après énucléation,
qu'il soit placé à la lumière ou à l'ombre, et qu'il
est de la sorte presque impossible, chez les Batra-
ciens autres que la Grenouille rousse de s'assurer de
l'action de la lumière autrement qu'en comparant la
vitesse du resserrement des deux yeux, l'un étant
placé à l'ombre, l'autre à l'obscurité.

Steinach reprit la question sur les Grenouilles verte
et rousse, la Salamandre, le Crapaud, la Rainette.

Il s'éleva contre l'influence saisonnière affirmée par
Brown-Séquard (il est vrai que le soin qu'il prenait
de mettre les animaux dans des réservoirs frais et
obscurs avait pour effet de diminuer cette influence).
Il répéta sur les Batraciens, avec les mêmes résultats,
les expériences et les recherches histologiques qu'il
avait pratiquées sur l'anguille.

TABLEAU IV. — *Les Anoures*

Espèce	Ran. esc.	Rana temporaria					Bufo cal.	Bufo vulgaris					Alyt. obs.	Hyla arborea			
Indiv. Diam.	H ¹ GD	K GD	E ¹ GD	E ² GD	E ³ GD	B ¹ GD	D ¹ GD	D ² PD	C ¹ GD	C ² PD	B ¹ PD	D ¹ GD	D ² PD	C ¹ GD			
0	30,5	21,5	30	21	24	17,5	35	29	26,5	19,5	12	18,5	14	17			
10"	30	20	26,5	19,5	21	15	32,5	25,5	25,5	10	7,5	18	13	15,5			
20"	31	19				13,5	31	22,5	24,5	13	7	17,5	12	12			
30"	29,5	18,5	25	18,5		12,5	30,5	21	24	12		16,5	11,5	11			
40"	30	18		19			30,25	20		11	6,5	16,25	11,25	10,5			
50"	30			19,75				18	23,5	10,5	6,25		11	10			
1'	29		24,5	20	22			16		10,25			10,75				
1'15"		18,5						15,5						9,5			
1'30"		18			22,5		30	15,25			6	16,5	11,5	11			
1'45"		19,5	24,75	20		13		16									
2'	30		24,75	20,25	23	13,5	30,5		23,25	10							
2'15"				20,5			(*)										
2'30"		19,75			23,5							17					
2'45"					24							16,5		10			
3'				19,75	25				(*)	9,5		16,25	12				
3'30"						12,5	31	17,5		10		16		9,5			
3'45"				19,5								15,75		9			
4'	29			19,25	25,25			16,25	23,5	10,25	5,75	16,5	—				
4'30"		20		20	25,75				24								
5'	31			20,25		12		18	23,75			16,25		9,5			
6'	—	19		20,5		11,5			24,5		5,5			9,25			
7'				20			31,5	18,5	(**)	10,5	6			9,5			
8'		19,5		20,5						11	5,5						
9'		19,75		20,25			(**)			11,5							
10'		19	24				32	20	24,75	12	5,25			id.			
12'				20,5			32,5	—	—		5,5	16		—			
15'		18,5		20,75						14	5,5	15,75					
20'		17,75		20,5		10,5	—			16,5	—	id.					
45'		—	24	—		10,5				19,5		—					

TRITON CRISTATA (Triton crêté).

LT = 9,5 — 9,25 (45'') — 9 — 9,25 — 8,75 — 9,25

D'autres LT = 8 — 75 et 9 — 8,25 etc.

Indice = 11.

RANA ESCULENTA (Grenouille verte). — Contraction prompte et faible, suivie d'oscillations dont l'amplitude dépasse d'une part le diamètre pris à l'obscurité, de l'autre le premier effet de la réaction.

Amplitude variable avec la saison :

Indice : moyenne de janvier = 8

— 17 mai = 6,5

— mai-juin = 3,7

Tendance au rétrécissement, que l'œil soit ou non à la lumière dans les premières heures qui suivent l'énucléation : l'œil passe de 35 à 18,5 — de 27 à 12, etc.

Au repos, le plus petit diamètre de la pupille est au plus grand comme 0,92 à 1. La forme triangulaire subsiste constamment : le quotient de l'indice du petit diamètre par celui du grand n'est que de 1,05.

Indice = variable.

RANA TEMPORARIA (Grenouille rousse). — Iris plus sombre.

Redilatation à l'obscurité, rapide.

Ainsi, un iris (G) excité par LT, 3' :

LT = 22 — 20,5 (30'') — 21,5 (1'30'') puis, mis à LA 15 minutes passe à 24. Il y a donc non seulement retour au diamètre primitif, mais ce diamètre est dépassé.

La forme est plus voisine de celle d'une fente : rapport du petit au grand diamètre 0,86. — Rapport des indices 1,2. — Résistance E 8, le quatrième jour. Tonus le septième jour. (+ 6°).

Lorsque la pigmentation rousse est particulièrement considérable, réactions intenses. (Tableau E 1, E 2).

Indice = 14 (grand diam.) et 16,5 (petit diam.).

Indice moyen = 15.

BUFO VULGARIS (Crapaud commun). — Iris rougeâtre, tache noire à chaque extrémité du grand diamètre. Pour les yeux D₁, D₂, et C₁, C₂, au moment marqué dans le tableau par (*) léger changement de la couleur de l'iris qui devient plus foncé. En (**) s'étend sur l'iris une bande rouge, qui part de la tache noire. Lorsqu'on enlève l'œil D₁ de la lumière, des arborisations rougeâtres apparaissent par places. Mis 3' à l'Ω, l'iris mesure 40, et est devenu rouge foncé. En quelques minutes d'excitation lumineuses, l'iris pâlit.

Redilatations promptes ; tendance à la redilatation marquée surtout pour le petit diamètre.

Oeil D, 24 heures après ; L T : 0 = 41,5 1'15" = 39,5

10" = 40,5 1'35" = 40

20" = 40

30" = 39,5

50" = 38,5

En trois jours à 18°, le tonus lumineux subsiste toujours et souvent une motilité de 1 à 3.

Indice grand diam. = 24. Indice petit diam. = 52.

Indice moyen = 38.

BUFO CALAMITA (Crapaud calamite). — Tendances à la contraction progressive, mais moins accentuée que chez la Rainette et la Grenouille verte.

(Après son excitation en B₁, l'œil, à l'obscurité, revient de 10,5 à 12). Le lendemain, rétrécissement de l'iris :

L T : 0 = 10 (Grand diam.)

$$30'' = 6$$

$$1'45'' = 8$$

$$3' = 8,5$$

En quatre jours, redilatation considérable

$$L T : 0 = 20$$

$$1' = 18,5$$

$$3' = 20$$

ALYTES OBSTETRICANS (Crapaud accoucheur). — Après Br, redilatation en 6'' d' Ω = de 5,5 à 7,5.

Indice grand diamètre = 25. Indice petit diamètre = 56.

Indice moyen = 41.

HYLA ARBOREA (Rainette). — Tendances à la contraction.

L'œil D, excité 10', ne se redilate en 5' à Ω que de 9,5 à 11,5.

La forme se conserve à peu près (V. D 1 et D 2).

A stades avancés, tendance à la redilatation.

(18°) 1 jour C, L T = 18,5 — 16 — 17,5 — 16,5 — 17,5 — 19,5 (5') — 20,25.

(18°) 1 jour autre animal L T = 22,5 — 19 — 20 (1'30'') — 21,5 (4') — 21 (5') — 22 (10').

Considérables variations d'amplitude selon la vitalité de l'animal (V. tableau, C et D).

Indice grand diamètre = 47. Indice petit diamètre = 70.

Indice moyen = 58.

Les principaux faits histologiques à signaler dans l'iris des Batraciens, sont : 1° la présence de cellules réfléchissantes ; 2° le dépôt de matières grasses, qui jouent le même rôle vis-à-vis de la lumière ; 3° la pigmentation du sphincter.

La photo-irritabilité ne présente pas chez l'Urodèle examiné ici, le Triton, d'aspect particulier.

Il n'en va pas de même pour les Anoures. Des causes anatomiques et physiologiques qui n'ont pas encore été étudiées lui donnent chez eux plusieurs caractères tout spéciaux.

Chez *Bufo Vulgaris* en particulier, et chez d'autres Batraciens à un degré moindre, l'excitation de l'œil s'accompagne à la phase de redilatation de phénomènes dus aux chromatophores, qui ne sont pas sans analogie avec ceux des Céphalopodes. J'y ajoute cette remarque : que la partie foncée de l'iris est, chez les Batraciens comme chez ces derniers, située aux extrémités du grand diamètre, et que c'est également d'elle que partent les premiers phénomènes chromatophoriques.

Les individus très pigmentés peuvent dépasser l'indice habituel (*R. temporaria* de couleur de feu, indice 20 au lieu de 14).

2° Il y a à reconnaître chez les Anoures deux catégories bien distinctes (Fig. 5).

Dans la catégorie D, (*Hyla*, et surtout *Rana esculenta*) la tendance à l'obscurité est la contraction : l'excitation lumineuse ne fait qu'accélérer cette dernière. Lorsque l'excitation cesse, la redilatation est minime ou nulle.

Dans la catégorie E, l'on observe après énucléation une tendance à la dilatation progressive à l'obscurité (*Alytes obstetricans*, *Bufo Vulgaris*) et, après l'excitation qui amène une contraction rapide, la redilata-

tion est dans l'obscurité au moins égale et souvent supérieure à la dilatation primitive.

La catégorie D' (*B. Calamita*, *R. Temporaria*) est intermédiaire.

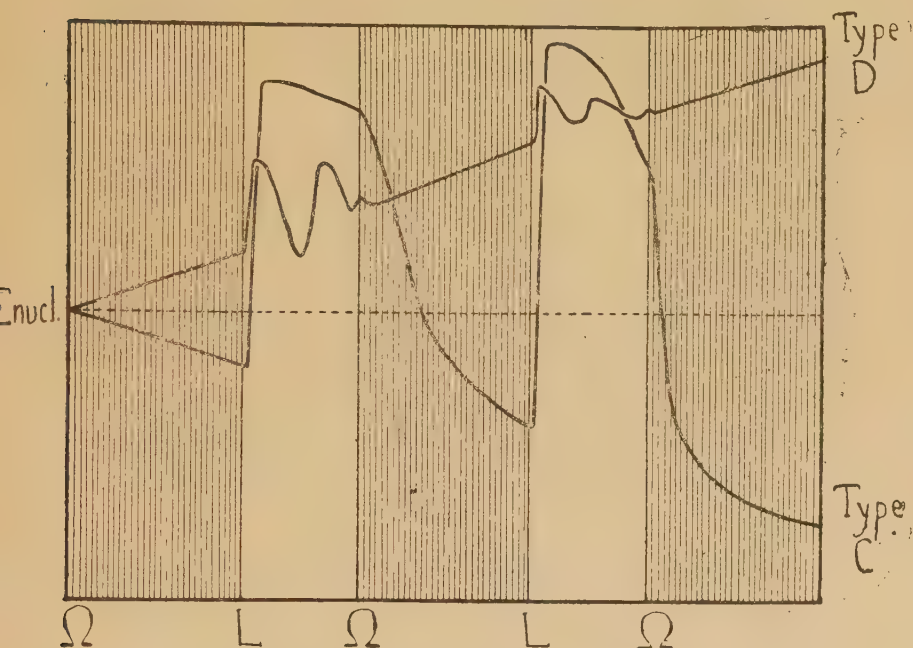


Fig. 5. — Les types D et E de Batraciens. Le type E et marqué C par erreur.

3° Chez tous les Anoures, à un degré supérieur à ce qui se passe chez les Urodèles ou les Poissons, etc., la pupille est allongée, elle est même souvent irrégulière (triangulaire).

Dans la catégorie E cette forme s'accroît fortement par la contraction et tend à prendre l'aspect d'une fente ; les indices sont donc très différents pour le grand et le petit diamètre.

	Indice : G. diam.	P. diam.	Rapport $\frac{G. D.}{P. D.}$
	—	—	—
<i>Alytes obstetricans</i> .	25	56	2,2
<i>Bufo vulgaris</i>	24	52	2,2

Dans les catégories D et D' la forme se conserve davantage à la contraction :

<i>Hyla</i>	47	70	1,4
<i>R. temporaria</i>	14	16,5	1,5
<i>R. esculenta</i>	3,7	3,8	1,05

Le caractère de fente pris par l'ouverture pupillaire chez les Batraciens semble dans tous les faits être lié à celui de tendance à la redilatation.

4° La contraction du petit diamètre est plus rapide que celle du grand.

La contraction du petit diamètre diminue plus tôt après l'énucléation que celle du grand diamètre, et lui devient rapidement inférieure.

5° Il y a sur l'indice influence marquée :

a) De la saison : comme le remarque Brown-Séguard, cette influence est beaucoup plus considérable chez *R. esculenta*, que chez les autres Anoures ;

b) De l'état de l'animal (comparer *Hyla* C vivace et D qui ne l'était point) ;

c) De l'état de pigmentation de la peau (1). Les individus très pigmentés présentent un maximum de contraction (*R. temporaria* E couleur feu ; indice 20 au lieu de 14).

1. Cette influence est connexe à celle de la saison et à celle du séjour de l'animal dans l'obscurité après énucléation (l'importance de cette dernière a été soulignée par Steinach).

CHAPITRE VI

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES REPTILES

Nous arrivons, avec les Reptiles, aux animaux chez lesquels le phénomène n'a pas été étudié.

Brown-Séguard, passant en revue les diverses classes de mammifères au sujet de la photo-irritabilité, examine les Reptiles, et, arguant de l'exiguité des mouvements pupillaires chez l'animal vivant, déclare (p. 288) que « les expériences sont impossibles et paraissent négatives ». Depuis, la question n'a plus été reprise chez les Reptiles.

Et pourtant elle offre chez ces animaux à iris strié un grand intérêt. Nous y insisterons tout à l'heure.

(La cornée se déprime peu après l'énucléation chez les Reptiles : aussi la plupart des observations suivantes ont-elles dû être faites sous la solution saline.)

TESTUDO MAURITANICA (Tortue d'Afrique) — Iris sombre, difficile à observer. Cornée déformée.

(Solution saline) L T = 14 — 13,23.

(Autre animal) L T = 15 — 14,75 — 14 — 14,5.

Indice = 6.

EMYS PALUSTRIS (Tortue d'eau).

(Solution saline) L T 0" = 16 7' = 14,25

40" = 15,75 9' = 15,5

2' = 14,5 12' = 15,25

Ω pendant 15' = 16.

Cet œil, conservé à 18°, donne 24 heures après :

(Solution saline) L T : 0 = 16,3 2'45' = 15,5

20" = 16, 3'15" = 16

40" = 15,75 5' = 15,5

1'30" = 16

Trois jours : L T : = 19 — 18,75 (35") — 19 — 18,5

(Sol. saline).

Quatre jours : L T : = 20 — 19,5 (15") — 20 — 19,25.

Cinq jours : déjà trouble, réagit encore à L T de 0,75.

Indice = 4.

LACERTA VIRIDIS (Lézard vert).

L T : 0 = 17 1' = 16,5

20" = 16,5 2' = 16,25

30" = 16,25 3' = 16,5

et longue série d'oscillations (16,15 — 16,5).

Vingt-quatre heures après (18°) L T = 17 — 16,25.

Trois jours : encore réactions lumineuses. Toute réaction disparaît en six jours (15°).

Ind. = 5.

LACERTA MURALIS (commun Lézard).

L T 0 = 11,75

20" = 11,25

$$40'' = 11$$

$$1'30'' = 11,25$$

Puis ici encore longue série d'oscillations (11 — 11,5)

Ind. = 6.

TROPIDONOTUS NATRIX (Couleuvre à collier).

$$LT \ 0 = 17,75 \qquad 50'' = 17 \qquad 15' = 16,25$$

$$10'' = 17,5 \qquad 2'30' = 16,5 \qquad 20' = 16,5$$

$$20'' = 17 \qquad 3' = 17 \qquad 26' = 16,75$$

$$30'' = 16,75 \qquad 5' = 16,5$$

Chez ce même individu, vingt-quatre heures après (18°), l'œil offre une réaction de dilatation :

$$L \ T \ 0 = 23,5 \qquad 2' = 23,5$$

$$30 = 23,75 \qquad 2'30 = 23,25$$

$$1'30'' = 24 \qquad 5' = 23,5 \text{ (fixe)}$$

Pour l'autre œil, dilatation de 0,5.

A trois jours cette réaction paradoxale a disparu :

$$LT = 20 - 19,5 (30'') - 19,25 - (1') - 18,75 - (2' \ 1/4)$$

Sept jours (12°) abolition.

Ind. = 9.

Le fait anatomique essentiel est, chez les Reptiles, la présence d'un sphincter à *fibres striées* formant une couche épaisse à la face antérieure de l'iris.

La photo-irritabilité n'avait jamais été constatée chez des iris à fibres striées. Nous reviendrons sur ce fait au sujet des Oiseaux.

A signaler chez le Lézard, des réactions, dont l'amplitude et la résistance sont tout à fait analogues à

celles des Oiseaux. Or, l'on connaît la ressemblance toute particulière que la musculature de l'œil du Lézard offre avec celle de yeux d'Oiseaux ; ainsi, la division en trois portions du muscle ciliaire.

CHAPITRE VII

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES OISEAUX

Il est remarquable que l'on n'ait jamais recherché la photo-irritabilité de l'iris chez les Oiseaux. Brown-Séquard est muet sur cette question : il a pourtant étudié l'œil énucléé des Oiseaux au point de vue de la chaleur. Il s'était d'ailleurs, pour ce sujet, adressé précisément aux deux ordres qui ne présentent pas de photo-irritabilité iridienne.

MARIPOSA PHOENICOTIS (Bengali). — 3 heures après la mort.

LT: 0' = 17 3'—8' = oscillations entre
16 et 16,5

30" = 16,5 10' = 15,75

2' = 16,25 30' = 15,75

2 jours : LT = 22—21

4 jours : LT = Réaction de 0,5. Réaction plus grande à la chaleur.

Indice = 7.

LOXIA ORYZIVORA (Calfat). — Premier jour : Chambre ant. éclairage postérieur :

Nepveu

$$LT = 20 - 18,5 (1')$$

$$\text{Redilatation } \Omega = 20,5$$

$$\text{Puis : } LT = 20,5 - 19.$$

$$48 \text{ heures } 10^\circ LT = 21,25 - 20,75$$

Changement de forme de la pupille, oscillations.

$$4 \text{ jours } LT = 21 - 20,5$$

5 jours $LT =$ invariable. Réagit encore à la chaleur.

$$\text{Indice} = 7.$$

CONURUS : diverses espèces (Perruche). — Le flou des bords pupillaires rend d'ordinaire l'observation directe difficile. Chambre antérieure détachée et mise sur fond blanc :

$$LT : 0 = 21,5$$

$$1' = 21$$

$$1'30'' = 20,75.$$

Redilatation. Tous résultats semblables.

$$\text{Indice} = 3.$$

BUTEO VULGARIS (Buse). — Individu unique (vivant).

La profondeur de la chambre antérieure, la forte courbure de la cornée et son flétrissement rapide rendent l'examen difficile.

Premier œil, 1/2 heure après énucléation :

$$LT ; 0 = 75 \quad 5' = 71$$

$$30'' = 72,5 \quad 7' = 70$$

$$2' = 72 \quad 12' = 70,25$$

Second œil (1 h. après énucl.).

$$LT ; 0 = 77 \quad 3' = 75$$

$$45'' = 76 \quad 8' = 74,5$$

$$1'30'' = 75,5 \quad 25' = 72,5$$

$$2'30'' = 75,25$$

Ce deuxième œil, remis une heure à Ω ne se dilate pas. Il mesure 72 au bout de ce délai.

LT ; 0 = 72

4' = 70,5

30'' = 71,5

Deux légères oscillations.

1'30'' = 71

Après 36 heures (18°) : l'un des yeux réagit encore à L T.

Après 48 heures : la chaleur seule irrite encore l'iris.

Indice = 6.

TABLEAU V. — Réactions de l'Effraie

	OEil entier				Ch. ant. 24 h.	
	Prem. heure		24 h.	51 h.	1 ^{re} exc.	2 ^e exc.
	I Lum. faible	II Lum. faible	III	IV	V	VI
0''	91,5	91,5	66	71,5	68,5	54
10''	90,5		63	70	68	50
20''	87,5	91	56,5	67,5	67,5	47,5
30''	86	89,5	55	66	67	46
40''	82,5	88,5	51	65,25	66,5	44,5
50''	81,5	87	47,5	64,5	66	44
1'	81	86,75	46			
1'15''	80,5	86	45,5	64		43,5
1'30''	80	85,5		63,5		43
1'45''		84,5		63	66,5	
2'			44,5	62,5		
2'15''		83,5			66	
2'30''	79,5					43,5
2'45''		82,5			65,5	
3'	79	82,5				
3'30''	—	83				
4'		82	44			
4'30''		83		62		
5'		82,5	45	62,5		
6'		84		61,5		
7'			45,5	60,5		
7'30''		82				
8'		81,5				
8'30''		82,5				
9'		84				
10'		83,5	46	60		
13'		84	47,5			
14'		—	46,5			
18'			46,5			
25'				56		
45'				56		

STRIX FLAMMEA (Effraie). — Individu unique.

Premières heures (Les réactions des premières heures n'ont pas été déterminées par la lumière-type, mais par une lumière athermane un peu plus faible) (1).

OEil A : 10' après énucléation, réaction I (V. tableau).

Après un repos de 10', réaction II.

La chambre antérieure, détachée, donne après 45' de repos, à l'excitation antérieure :

Lumière = 72,5 — 70 (1') — 66,5 (10').

OEil B. Réactions semblables à I et II.

24 heures (température 15°). La pupille est considérablement rétrécie, surtout chez l'œil entier :

OEil B. L T = réaction III (fig. 6).

Mis ensuite 15' à Ω il est revenu de 46,5 à 56

L T, 0 = 56 45" = 44

15" = 47 1' = 43

30" = 45 1'30" = 43

La chambre antérieure A :

Sol. Saline. L T = Réaction V.

Après repos de 10' à Ω :

Sol. saline L T = Réaction VI (temps perdu = 8").

51 à 55 heures après énucléation.

OEil B. L T = réaction IV.

4 jours pleins.

OEil B. L T = rien à la lumière. Chaleur, faible réaction.

1. Malgré : a) usage accidentel chez l'unique exemplaire examiné de lumière moins forte le premier jour que les jours suivants ; b) le phénomène d'astigmatisme plus marqué pour un pupille large que pour une pupille resserrée, il est certain que la réaction augmenta du premier au deuxième jour.

Chambre antérieure A :

Sol. saline LT ; 0 = 65 5' = 64,5
 1'30 = 62,5 1 h. 10' = 66
 3' = 64

ANAS diverses espèces (Canard).

Individu atropinisé (1).

LT = 47,5 — 46,5 — 48.

Individus non atropinisés. L'un : 10' après énucléation

LT, 0 : = 45 (petit diam.) 1' = 38,5
 10'' = 41 1'30'' = 39
 20'' = 40 2' 39,5 (gd. d. 56).
 40'' = 39,5

Après repos de 8' dans Ω :

L T, 0 : = 57 (grand diam.) 8' = 55,25
 20'' = 56 10' = 56
 1'15'' = 57 13' = 54,75
 3' = 56 15' = 55,25
 5' = 55,5 16' = 54,5

Deux jours après (10 degrés), la chambre antérieure est devenue un peu trouble, la contraction est encore de 1,5.

Autre individu. Une heure après énucléation :

L T, 0 : = 61 1'45'' = 59
 20'' = 57,5 2'15'' = 59,5
 1'30'' = 58 2'45'' = 58,7

Ind. 7.

LARUS TRIDACTYLUS (Mouette tridactyle). — Individu unique, mort, tué depuis trente-six heures.

1. Mais non tué par l'atropine. Je précise : ce canard, qui servit à une expérience du cours de M. Ch. Richet, avait été assez profondément atropinisé pour être noyé en 4 ou 5 minutes (défaut de ralentissement du cœur).

$$\begin{array}{ll} \text{L T, o} = 51 & 4' = 51 \\ 45'' = 52 & 5' = 50,5 \\ 1'30'' = 53,5 \end{array}$$

Redilatation à $\Omega = 51, 5$ Puis :

$$\text{L T} = 51, 5 - 52 - 52, 5 - 51, 5$$

Autre œil :

$$\text{L T} = 45 - 46, 5 - 46 - 45, 5 - 45$$

Vingt-quatre heures après (10°), la chambre antérieure, séparée et mise en sol. saline :

Excitation postérieure L T = aucune réaction.

Excitation antérieure L T = 46, 5 — 48, 5 (3') — 45, 5

Indice = — 4 + 6.

COLUMBA DOMESTICA (Pigeon de colombier) et C. HISPANICA (P. romain). Tués par asphyxie, piqûre du bulbe, intoxications, etc.

Affaissement particulièrement rapide de la cornée.

Les expériences immédiatement après la mort ou à des délais variables, pratiquées à l'air, à la solution saline, l'œil étant entier, ou la chambre antérieure séparée et excitée antérieurement ou postérieurement, à L T prolongée jusqu'à 1 heure ou tombent par intermittences sont négatives.

L T = immobilité selon les diamètres à 52, 5 ; à 47 ; à 41 ; à 37, 5 ; à 45, etc.

J'ai, dans un cas unique, obtenu une dilatation (49-52) qui m'a paru être due au refroidissement par la solution saline.

Indice = nul.

TURTUR AURITUS (Tourterelle commune). — Un seul individu (piqûre bulbe).

L T = fixe à 45 et à 44.

Sol. Saline, L T = fixe à 36, 5.

Indice = nul.

GALLUS : diverses espèces (Coq). — Mêmes observations que pour le pigeon.

L T = fixe à 56,5 ; à 50 etc.

Indice = nul.

La musculature intra-oculaire qui, chez l'Oiseau, se trouve sous la dépendance de la volonté, est à fibres striées comme celle des Reptiles.

Les fibres musculaires striées forment la masse principale de membrane iridienne : elles sont si abondantes que l'iris des Oiseaux peut être considéré comme un véritable muscle strié. Elles se disposent en deux plans : l'un antérieur, celui du sphincter, à fibres circulaires, épaisses et anastomosées comme les fibres du cœur, l'autre postérieur, fibres dilatrices radiées, fines et isolables. La couche du sphincter est en général plus épaisse à la périphérie qu'au près du bord pupillaire.

L'iris présente chez les Oiseaux des phénomènes de pigmentation intéressants(1). La couleur est d'autant plus claire que l'animal vit dans un milieu plus coloré. La graisse s'y montre sous forme de fines gouttelettes jaunes, rouges ou violettes, souvent entourées par un réseau de vaisseaux.

Comme on l'a vu par les précédentes observations :

1° L'iris des Oiseaux est, chez les ordres les plus

1. Voir Motais, *passim*.

divers (Passereaux, Perroquets, Rapaces diurnes et nocturnes, Palmipèdes) directement impressionné par la lumière ;

2° Cette réaction *manque* chez les Colombins et les Gallinacés.

Peut-être ce fait a-t-il quelque rapport avec la faiblesse relative de leur appareil musculaire iridien ;

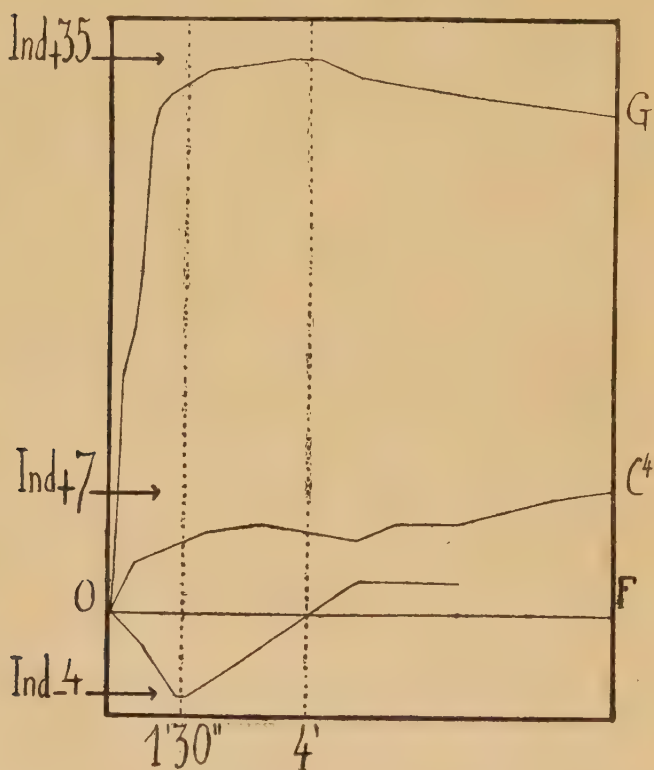


FIG. 6. — Les trois types de photo-irritabilité des Oiseaux
Mouette (F), Bengali (C), Effraie (G).

3. La réaction est lente ; l'oscillation est la règle ,
4° Les types sont divers :

Types oscillatoires C⁴) : *a*) resserrement fixé au minimum (Passereaux); *b*) resserrement suivi de dilatation (Canard); *c*) tendance au resserrement que la lumière met en jeu, mais que l'obscurité ne fait pas suivre de dilatation, à peu près de même que le type D de Batraciens — fait à rapprocher de l'existence commune de cellules chargées de pigment et de graisse chez l'iris des Rapaces et chez celui des Batraciens (Buse).

Type E) *dilatation suivie de resserrement* (Mouette). Il est intéressant que, dans ce cas, la chambre antérieure détachée, à la face postérieure ait été négative, la face antérieure ait donné la dilatation suivie du resserrement. La couche postérieure de fibres dilatatoires de l'iris n'est donc vraisemblablement pas en cause dans le phénomène;

5° La réaction de l'Effraie (*type F*) mérite une place à part.

Le resserrement est d'une ampleur tout à fait exceptionnelle chez les Oiseaux : l'indice mesuré est de 35. Etant données la forme très convexe de la cornée chez les nocturnes et l'inégale réfraction pour les zones périphériques et centrales qui en est la conséquence, il y a lieu de croire l'indice encore supérieur à ce chiffre.

La pupille se resserre quelque temps après la mort comme chez le type D de Batraciens. Mais, à l'inverse de ce qui se passe chez eux, l'indice, autant que l'observation d'un seul exemplaire peut me permettre de l'affirmer, augmente dans cet état de contraction.

Ces faits sont d'autant plus intéressants, qu'il semble que chez l'Effraie, le mécanisme de la réaction se trouve tout à fait différent de ce qu'il est chez les autres Oiseaux.

Kogancî, en effet, admet que l'iris du Hibou est extrêmement pauvre en fibres striées, et n'en présente qu'au voisinage du bord pupillaire, Cranfield et d'autres qu'il n'en a pas du tout. Voici ce que dit Cranfield, après l'étude de *Strix bubo*, *Noctua cunicularia*, *Glaucidium ferragineum* : « A la place du muscle, il y a des capillaires et de grosses cellules, manifestement des cellules de graisse. Elles occupent $\frac{4}{5}$ de l'épaisseur de l'iris, et sont rangées en séries. Elles diminuent de nombre à mesure que l'on s'approche de la pupille. »

En rapprochant les faits histologiques des faits physiologiques, on peut conclure que la photo-irritabilité de l'iris n'est pas, chez les Nocturnes, de nature musculaire.

De l'étude de la photo-irritabilité chez les Oiseaux, ressortent donc les résultats suivants :

a) D'Arsonval avait montré dans le muscle strié, des modifications sans contractions proprement dites (au moins quand le muscle n'est pas préalablement placé au seuil de l'excitation) : les observations qui précèdent, sur les Reptiles et certains Oiseaux, apportent le premier fait connu de muscle strié se contractant directement sous l'influence de la lumière.

b) Premiers faits certains de photo-irritabilité de l'iris chez les Homéothermes.

c) Phénomènes de photo-irritabilité dus, partiellement tout au moins, à une cause de nature non musculaire (Nocturnes).

CHAPITRE VIII

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES MAMMIFÈRES

Les innombrables expériences faites sur l'iris des Mammifères admettent parmi leurs postulats la négation de sa photo-irritabilité directe, ou, plutôt, aucun des observateurs ne se pose la question.

Brown-Séquard n'a conclu à l'irritabilité directe que pour les Poissons et les Batraciens ; j'y ai déjà insisté.

Cependant une note de son mémoire déclare qu'à la suite de nombreuses expériences, il est arrivé à se convaincre que, chez l'œil énucléé de tous les Mammifères, l'iris réagit constamment à la lumière, bien qu'avec une extrême lenteur.

Cette affirmation n'a pas été remarquée : tout au moins n'en ai-je nulle part trouvé trace. D'ailleurs, on ne verra, dans aucun des faits qui vont suivre, rien qui permette de la croire fondée.

LEPUS CUNICULUS (Lapin). — Lapin né depuis trois heures.
Yeux non ouverts.

Les deux yeux énucléés ; l'un exposé 2' après la mort.

L T : 0' = 45	7' 20 = 44,5
2' 20 = 42,5	15' = 43
6' 50 = 43,5	2 heures = 41,5

L'autre œil, mis à Ω 2 h. = 40,5 : immobile à L T.

Chez les adultes, nombreuses épreuves négatives, fixes à 42 et 60,5, etc.

Lapin refroidi jusqu'à 25 degrés négatif à L T = 67,5 (épreuve en plusieurs délais).

CAVIA COBAYA (Cobaye).

Albinos = (35 m. après la mort) L T = 53,5 fixe.

Non albinos = (15 m. après la mort) L T = 56 fixe. Etc.

MUS DECUMANUS (Rat).

5 minutes après la mort, fixité à L T = 40.

Autre, 6 heures après la mort, pupille extrêmement contractée : L T = 6 fixe. Etc.

OVIS ARIES (Mouton). — Yeux divers, datant de 1 à 48 heures :

L T = fixes à 112,5 (gr. diam.) $\times$ 62,5 (P. diam.) - 120 $\times$ 60, etc.

BOS TAURUS (Bœuf). — Toujours fixes, 125 $\times$ 20, etc.

FELIS DOMESTICA (Chat). — 1 heure après énucléation, L T = fixe à 127,5.

CANIS FAMILIARIS (Chien). — Individu A. — Tué par l'hyperthermie (chloralose).

15 minutes après la mort L T = 71,5 fixe.

24 heures après la mort, L T = 65 fixe,

Réagit très bien à la chaleur.

Individu B. — Asphyxie (chloralose).

10 minutes après la mort. L T = 95 fixe.

Individu D (Terrier). — Nombreuses manipulations sur le cœur refroidi à 27 degrés. Asphyxie, respiration artificielle (chloralose).

Un œil énucléé 35 minutes après la mort, est mis :

5' à Ω .

$$\text{LT : } 0' = 72,5$$

$$2' = 71,5$$

8' à Ω .

$$\text{LT : } 0' = 67,5$$

$$1' = 63$$

$$2' = 62,5$$

16' à Ω .

$$\text{LT : } 0' = 57,5$$

$$1' = 52,5$$

$$2' = 51,5$$

9' à Ω .

$$\text{LT : } 0' = 50$$

$$1' = 48,5$$

$$2' = 48$$

$$4' = 48$$

En résumé : 1° deux véritables contractions, fort rapides, se sont produites en réponse à des excitations lumineuses.

2° Diminution en 33' de Ω 10,5.

$$— \quad 9' \text{ LT} = 14.$$

Je n'ai malheureusement examiné l'autre œil que le lendemain : ni l'un ni l'autre ne réagissaient plus (68, remarquer cette redilatation.)

Individu E. (Cocaïne).

Diverses mesures peu après la mort (87,5) et le lendemain (78,5). Fixité. Bonne réaction à la chaleur.

Individu G. (nouveau-né de 36 h.).

1^{er} œil, 7' après énucléation : LT = 35 — 30 (35').

2^{me} œil, 40' après énucléation : LT = 0 = 40

4' = 38

9' = 39

11' = 39,5.

Les deux yeux, 2 heures après énucléation LT = invariable.

Outre son sphincter lisse, l'iris des Mammifères comprend, d'après les travaux de Vialleton et Grynfeldt, un muscle dilatateur de nature épithéliomusculaire. Il est intéressant que l'excitation de ce dernier ne donne rien. Celle du sphincter est également négative.

Une certitude, en effet, résulte des expériences ci-dessus : la photo-irritabilité de l'iris, telle que la possèdent les autres vertébrés, en tant que propriété immanquable et persistante, n'existe chez aucun des Mammifères examinés (1).

S'il n'y a pas à parler, comme le veut Brown-Séquard, d'action régulière et lente, on aura cependant remarqué dans les faits précédents deux groupes de faits certains de photo-irritabilité tout différents de ceux que crut voir Brown-Séquard et d'une allure toute spéciale.

1. L'on ne saurait donc faire dépendre de la photo-irritabilité iridienne les faits décrits récemment par Tchiskovski, Bach, Meyer (persistance de réactions iridiennes après diverses sections nerveuses). Ces auteurs n'ont d'ailleurs pas donné une telle explication.

1° *Chez le Mammifère nouveau-né (type I)*

Ayant chez un lapin nouveau-né (voir plus haut) constaté 2' après la mort une contraction à la lumière qui pouvait à ce moment s'expliquer par des phénomènes de tension, d'innervation ou de refroidissement (et d'autant plus que 2 heures après l'autre œil ne la présentait plus), j'ai repris chez un chien nouveau-né, avec des délais de 7' et de 40' qui éliminaient l'action de ces causes, l'expérience qui a été positive et irrenouvelable.

Je n'ai pas multiplié ces recherches qui, étant donné ce qu'on sait de la physiologie de l'animal nouveau-né, de la persistance de ses réflexes, de la résistance de ses tissus, n'offrent pas des résultats complètement inattendus.

Il est permis d'en conclure que, chez le Chien et vraisemblablement chez le Lapin et les autres Mammifères, l'iris de l'animal nouveau-né peut dans l'heure qui suit l'énucléation donner à la lumière une réaction *unique*.

2° *Dans des conditions cadavériques spéciales (type J)*

Chez un unique œil de chien, j'ai, 40' après la mort, constaté à la lumière et à plusieurs reprises des contractions rapides d'ampleur considérable, l'œil continuant à se contracter, mais avec lenteur, à l'obscurité. J'ai reproduit cette courbe. (fig. 7)

Etant donné que j'ai soixante-dix à quatre-vingts fois, et à toutes les périodes de leur survie, excité par la lumière des yeux de Mammifères, et que je n'ai trouvé qu'une seule fois une telle réaction, elle doit être vraisemblablement le fait d'un état soit très rare, soit très fugitif.

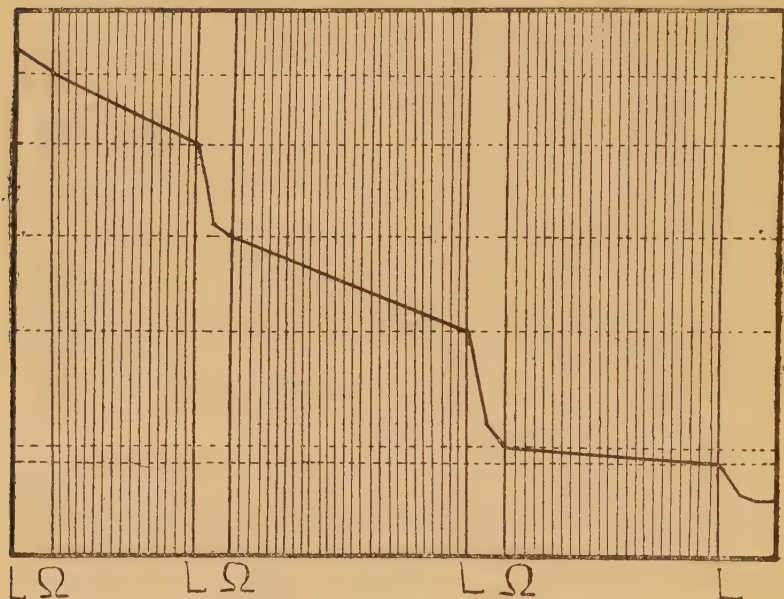


FIG. 7. — Réaction exceptionnelle chez un Mammifère adulte.
Type J. — Chien.

Le chien en question avait été chloralosé, refroidi et asphyxié. Il est très peu probable que le refroidissement ait été la cause du phénomène : les yeux d'un lapin refroidi beaucoup plus longtemps et à une température plus basse ne donnaient dans divers délais aucune réaction appréciable.

A quels éléments, la lumière s'adresse-t-elle dans les deux cas ci-dessus ?

Je ne saurais ici discuter la question. Il est possible que le muscle soit, comme chez les autres classes, excité directement ; mais pour le type I, du moins, il faut rapprocher les faits apportés ici de l'expérience de Budge, de Waller et de Brown-Séquard qui virent l'iris d'un chat nouveau-né réagir à l'électrisation du moteur oculaire commun environ 32' après la mort.

CHAPITRE IX

LE PHÉNOMÈNE CHEZ LES CÉPHALOPODES

Brown-Séguard, après avoir écrit en tête de son mémoire de 1859 : la doctrine qui réduit à des réflexes tous les mouvements de l'iris « est fausse à l'égard des Poissons et des Batraciens », ajoute cette note extrêmement vague : « Et aussi à l'égard des Invertébrés, ou, du moins, des Céphalopodes. » Cependant, il ne reparle nulle part de cette hypothèse qu'il ne vérifia par aucune recherche, et personne n'y repensa après lui. Beer, qui s'était intéressé à la photo-irritabilité de l'iris chez les Poissons, n'apportait nulle mention de sa possibilité chez les Céphalopodes, dans son travail de 1897.

Cependant, les belles recherches de R. Dubois, (1892) prouvent l'existence de la photo-irritabilité chez le siphon d'un Mollusque, la Pholade dactyle, d'ailleurs fort éloigné des Céphalopodes. Il est vrai que R. Dubois admet, dans le siphon même séparé du corps, trois stades pour l'effet : épithélial, musculaire et neural. « Lorsque, dit-il, la lumière exerce

son action sur les éléments épithéliaux pigmentés, elles y détermine des modifications qui ont pour effet de provoquer la contraction des fibres contractiles avec lesquelles ils se continuent. Les éléments nerveux de la couche neuro-conjonctive sont ébranlés. Cet ébranlement nerveux est communiqué aux ganglions situés à la base du siphon. » Ceux-ci, par excitation réflexe, mettent en mouvement les grands muscles longitudinaux.

Les mouvements dont la description va suivre ne sauraient être expliqués par un tel mécanisme.

OCTOPUS VULGARIS (Poulpe). — Délai pour un changement de diamètre visible = 45".

Oeil A, premier jour.

20' après énucléation :

(Petit diamètre) L T, 0 = 33	5' = 32,5.
1'30" = 32	7' = 33,25.

5' dans Ω .

Puis L T = 33,5 — 34 — 33 (2').

30' dans Ω .

Son grand diamètre donne :

L T : 0' = 62.
2' = 61.
3' = 60,5.
7' = <i>id.</i>

Ici les chromatophores se foncent brusquement, et il se produit un mouvement de dilatation presque subit.

8' = 65.
9' = 67.
10' = 66.

Œil B. — Enucléé 7 heures après la mort (le corps étant constamment resté à Ω et donnant encore des réflexes). L'iris est pâle.

LT : 0' = 70

1'30 = 69

4' = 68,75 { L'iris se fonce à l'extrémité du
5' = 68 { grand diamètre,

6' = 68,75 Par tressaillement du bord iri-
dien, coïncidant avec l'augmen-
tation de la surface occupée par
les chromatophores foncés.

8' = 69 { Les chromatophores foncés
9' = 69,5 { couvrent complètement
l'iris.

12' = 68 Les chromatophores ne forment
plus que des ondes se propageant
excentriquement.

13' = 69,5. Violente excitation des chroma-
tophores.

14' = 67,5. A ce moment les chromatophores
ont disparu presque complète-
ment : l'iris est pâle.

17' = 69,5. Excitation des chromatophores
qui couvrent complètement l'iris.

18' = 68. La coloration sombre persiste à
peu de chose près.

20' = 68. La coloration sombre persiste
à peu de chose près.

Œil B. — 30 heures après la mort (+ 12°).

La première excitation donne une dilatation.

L T = 61,5 — 62 — (1') — 62,5 — (1'30) — 62 — (2')
— 60,5 — (3').

Puis 3' Ω : nouvelle excitation.

L T = 61 — 60 — 60,5.

Les chromatophores deviennent alors seulement visibles très,
faible intensité de coloration.

Le diamètre ne varie pas pendant 30'.

Œil E. — 20 heures (Ω + 12°).

L T : 0' = 65

1'30 = 64

5' = 65

Œil F. — Les réactions persistent deux jours après cauté-
risation de la partie postérieure du globe oculaire.

Œil G. — Yeux conservés 4 jours (12°) dans de mauvaises
conditions (transport dans des flacons), les chromatophores
ne se montrent presque pas ; la contraction est ample

L T : 0 = 70

3' = 69,5

15' = 67,5

Œil H. (Mêmes conditions que G.)

L T : 0 = 60 10' = 58

2' = 59 15' = 57,5

5' = 58,5

Indice = 3

SEPIA OFFICINALIS (Seiche). *Œil G.* (25 m. après énucléa-
tion).

(Dimensions prises dans le diamètre qui ne correspond pas à
l'opercule).

L T : 0 = 79,5 2' = 80

$$\begin{array}{ll} 1' & = 79 \\ 1'30 & = 79,5 \end{array} \qquad \begin{array}{ll} 3' & = 80,5 \\ 5' & = 80,75 \end{array}$$

Repos de 3 m. dans Ω .

$$\begin{array}{ll} \text{L T : } 0 & = 80 \\ 1'30 & = 79,5 \end{array} \qquad \begin{array}{ll} 2' & = 80,25 \\ 5' & = 79,25 \end{array}$$

Œil E. — 7 h. après énucléation (conservé Ω).

$$\begin{array}{ll} \text{L T : } 0' & = 68,5 \\ 45'' & = 68 \end{array}$$

$$1' = 68,5$$

$$1' 30'' = 69$$

$$\text{de } 2' \text{ à } 6' = 69,5$$

Réaction encore visible deux jours après (+ 12°).

Indice = 0,7

L'iris chez les Céphalopodes se compose d'une couche externe fibreuse, d'une couche musculaire et d'une assise cartilagineuse de support. Le sphincter circulaire est situé à la face antérieure du cartilage ; les fibres radiées sont enveloppées elles-mêmes par un muscle circulaire. L'ensemble de ces muscles porte le nom de muscle de Langer. Un fait important est la présence dans l'iris des Céphalopodes comme dans leur tissu épithélial de nombreux chromatophores.

En comparant ces données anatomiques au complexe physiologique noté plus haut, il semble bien que l'on y doive isoler (1) l'action de trois éléments :

1. Tout au moins chez le Poulpe. Je signale en passant que chez les Céphalopodes, la forme de la pupille se modifie considérablement après énucléation : phénomène très visible et bien dessiné par Beer.

sphincter circulaire, fibres radiées, chromatophores.

L'action du *sphincter* circulaire est évidente et prépondérante.

L'action des *fibres radiées* du muscle de Langer est probable dans ces cas (qui s'observeront surtout 24 heures ou 48 heures après énucléation) où, l'excitabilité des chromatophores étant déjà diminuée et ralentie, l'iris à l'excitation lumineuse se dilate avant de se resserrer (œil B).

L'action des *chromatophores*, antagoniste à celle du sphincter, est des plus intéressantes à considérer.

Elle est plus lente à mettre en jeu que celle des fibres musculaires : aussi les réactions à la lumière débutent-elles par une contraction.

Elle est plus faible : aussi la contraction première l'emporte-t-elle toujours sur la dilatation consécutive.

Elle est discontinue : aussi, malgré la continuité de l'action du sphincter, le diamètre de la pupille présente-t-il des oscillations.

Elle possède une moins longue survie que celle des éléments musculaires : aussi, dans les journées qui suivent l'énucléation, la contractilité du sphincter, débarrassée de son principal antagoniste, s'exerce-t-elle plus largement : l'indice s'élève jusqu'à 5 et 6, les oscillations disparaissent.

Elle offre l'aspect suivant : extrait de l'obscurité, et placé à la lumière athermane type, l'iris pâle présente d'abord (en 2'-4'), aux deux extrémités du grand diamètre, une tache brune, qui se fonce et

s'élargit graduellement (4'-8'). Puis les bords de la pupille se teintent et des ondes excentriques se propagent lentement, l'iris étant à intervalles complètement teinté (8'-12'). A deux ou trois reprises, la coloration disparaît, sauf aux extrémités du grand diamètre, puis reparait très intense (12'-18). Enfin, une teinte moyennement foncée, à peu près uniforme s'établit et demeurera invariable. Elle ne s'efface que très lentement à l'obscurité.

Au moment même où l'iris se fonce, la pupille se dilate. Lorsque les ondes foncées sont obliques par rapport au bord pupillaire, leur intersection avec ce dernier est marquée par une encoche qui se déplace à mesure qu'elles se propagent.

Je ne préjuge rien au sujet de la nature directe ou indirecte de ce phénomène.

On remarque chez l'œil énucléé, qu'il soit ou non privé du ganglion oculaire, le peu d'amplitude des réactions par rapport aux excursions chez l'animal vivant. Les indices (0,7 chez la Seiche, 3 chez le Poulpe) sont plus faibles que chez tous les autres Vertébrés qui présentent la réaction. L'œil énucléé de la Seiche présente à la lumière continue, après contraction, une tendance à la surdilatation, que des faits de l'ordre de ceux qui viennent d'être signalés chez le Poulpe expliquent vraisemblablement.

CHAPITRE X

LA PHOTO-IRRITABILITÉ DANS LES DIVERSES RÉGIONS DU SPECTRE. — UNITÉ DU PROCESSUS

Après avoir recherché la continuité de l'irritabilité lumineuse dans la série animale, il est logique d'enquérir la série des radiations.

L'intérêt de la question n'a point échappé aux observateurs. Trois se sont attachés à la résoudre : Brown-Séquard, Gysi et Steinach.

Le premier expérimenta tour à tour avec des verres, un spectre électrique, des spectres solaires. Il distingua l'essentiel du phénomène : inactivité des radiations placées au delà des extrémités du spectre et à ses extrémités même, activité des portions centrales. Il fixa le maximum au jaune. Mais ses constatations furent grossières : c'est ainsi qu'il limita l'influence aux radiations voisines du jaune (orangé et vert) et qu'il émit cette assertion fâcheuse que « les rayons jaunes agissent aussi bien que la lumière non

1. Les expériences relatives au spectre ont été faites au Laboratoire de Physique de la Faculté de médecine dont M. Weiss voulut bien mettre le matériel à ma disposition.

décomposée ». — Gysi se servit de solutions colorées et conclut : 1° que tous les rayons sont actifs; 2° que le bleu et le vert sont les plus actifs. — Steinach expérimenta avec beaucoup de soin sur le spectre solaire. Il y poussait lentement l'œil (Grenouille et Anguille) en partant de l'infra-rouge: il constata que, chez des iris très excitables, la réaction commençait à $C + 1/2 C D$ dans l'orangé, mais ordinairement à D , qu'elle atteignait son maximum dans le bleu à $F + 3/4 G H$, et que l'iris était revenu à lui-même au bout du violet (1) à $G + 1/2 G H$.

Cette dernière méthode est simple et séduisante au premier abord — malheureusement, trois causes d'erreur considérables et qui peuvent se combiner de la plus variable façon lui enlèvent toute valeur : 1° l'existence d'un délai considérable pour la contraction complète et d'un autre encore bien plus grand pour la complète, décontraction ; 2° la redilatation chez l'Anguille, la redilatation et l'oscillation chez la Grenouille; 3° l'influence de la fatigue. Quelles que soient la rapidité ou la lenteur du passage, on se trouve par cette méthode constamment en présence d'un ensemble trop complexe pour qu'il soit possible de l'analyser.

En réalité, l'étude de l'action des radiations diverses sur l'œil énucléé soulève de grandes difficultés de technique et d'interprétation.

Il faut :

1. En portant l'œil du rouge au bleu violet il le vit se contracter.

1° Employer des radiations simples ; j'ai donné la préférence au spectre ;

2° D'une intensité constante : le spectre électrique est indiqué à l'encontre du spectre solaire ;

3° Eviter de mêler les phénomènes : donc faire des lectures isolées.

4° Ne laisser agir ni trop peu, ce qui accentuerait les différences entre les diverses radiations, ni trop longtemps, ce qui ferait intervenir le phénomène de redilatation et préparerait des contractures. —

J'ai choisi le temps fixe de 3 minutes.

5° Entre chaque lecture, délai minimum d'une heure.

6° Pour les radiations où les lectures sont difficiles (à partir du vert), lire par éclairage soudain (blanc, faible).

Je me suis servi d'un spectre horizontal long de 52 et de largeur constante (1). L'expérience était, bien entendu, faite dans une chambre noire. L'œil, soit neuf, soit ayant déjà servi, était, à un éclairage blanc extrêmement faible, mis au point au pupillomètre posé d'avance à la place où la région à explorer du spectre devait se projeter. Après obscurcissement de $3/4$ d'heure, le diamètre de l'œil à l'obscurité, était connu par une lecture faite en 3 à 4 secondes à un éclairage faible. L'obscurité était de nouveau faite pendant $1/4$ d'heure, puis une levée d'écran amenait la radiation pendant 3 minutes. Si la lecture était facile, les chiffres étaient alors notés à mesure ; si elle était impossible, je lisais au bout des 3 minu-

tes à l'aide d'un éclairage faible de 3 à 4 secondes. Le chiffre obtenu donnait, par différence avec le chiffre d'obscurité, la grandeur de la contraction.

J'ai dans ces conditions obtenu les résultats suivants rangés en catégories de conditions et d'individus particulièrement comparables entre eux. Les astérisques désignent les lectures faites 24 heures après sur le même œil.

1. Afin d'éviter de fatiguer les iris, le local était peu ou point chauffé (temp. 3° à 6°).

TABLEAU VI

Séries	1	2	3	4	5	6	7
Infra rouge.	$\frac{50}{50}$				$\frac{35,5}{36}$		
Rouge vers la raie A.	$\frac{49,5}{49,5}$			$\frac{18}{18,5}$		$\frac{34}{34}$	
Rouge.....		$\frac{41,5}{42,5}$			$\frac{35}{32,5}$		
Orangé.....			$\frac{25}{20,5}$		$\frac{35,5}{30}$	$\frac{23,5}{29,5}$	
Jaune		$\frac{41,5}{26,5}$			$\frac{35}{20}$		$\frac{33,5}{28 *}$
		$\frac{40 *}{31,5}$			$\frac{35 *}{24}$		
Vert	$\frac{50}{33,5}$						$\frac{33 *}{30}$
Bleu				$\frac{17,5}{13,5}$		$\frac{32,5}{26,5}$	
Violet.....			$\frac{25}{23,5}$				$\frac{40}{38}$
Violet HL..			$\frac{23,5}{23,5}$				$\frac{40}{40}$
Ultra violet.		$\frac{40,5}{41}$		$\frac{18}{18}$			

Obscurité : 7 réactions témoins : 2 variations de 0,5 (l'une +, l'autre —).

En réduisant ces fractions au même numérateur 10, l'on verra que, pour le spectre de l'arc électrique étudié, le diamètre de l'iris étant supposé dans l'obscurité = 10, il était en chiffres ronds : pour rouge et violet = 9,5 ; l'orangé = 8 ; le bleu = 7,5 ; le vert = 6,5 ; le jaune = 6.

En résumé. — 1° Dans le spectre étudié, le *pouvoir des radiations* (1) est le suivant : jaune = 10 ; vert = 8,75 ; bleu = 6,25 ; orangé = 5 ; rouge et violet = 1,25 (fig. 8);

2° L'iris est sensible aux portions du spectre situées entre B et H;

3° Il est inexcitable par l'infra-rouge et l'ultra-violet.

Le troisième de ces résultats concorde avec tous les travaux antérieurs; le second étend notablement, surtout pour le rouge, les limites fixées par Steinach à l'irritabilité iridienne, le premier démontre une hiérarchie de couleurs moins accusée qu'elle n'avait été représentée antérieurement. On remarquera l'ampleur du plateau dans la courbe ci-contre.

Dans leur ensemble, ils rapprochent l'irritabilité du muscle iris de celle de la rétine, et permettent de dire, dans une acception plus rigoureuse, que la lumière est un excitant musculaire.

Mais quelle peut-être l'interprétation de ces chiffres ? Il est singulièrement malaisé d'en donner une.

1. J'ai eu des résultats analogues pour la Grenouille.

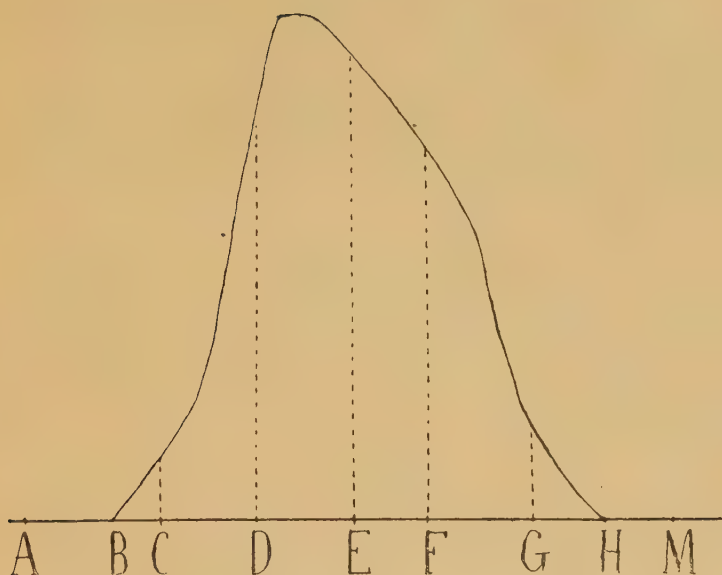


FIG. 8. — Pouvoir des radiations dans le spectre de l'arc électrique.

Les diverses radiations d'un spectre donné peuvent, en effet, ne pas être toutes de même intensité : or l'on ne possède actuellement aucun moyen de comparer l'intensité de radiations de diverses longueurs d'onde, c'est-à-dire d'apprécier la quantité d'énergie qu'elles mettent en jeu. L'on ne saurait donc avec certitude conclure pour le spectre d'une différence de réaction à une différence d'irritabilité.

Il est cependant vraisemblable que les radiations, qui se continuent au delà du spectre, ne diminuent pas régulièrement d'intensité à ses deux extrémités visibles, si bien que l'on peut présumer que la forme de la courbe représentée figure 8 est au moins l'ébauche de ce que serait la courbe réellement valable,

obtenue chez un spectre dont tous les rayons seraient d'égale énergie.

Quoi qu'il en soit, les quotients d'intensité des radiations diverses obtenus ici ne sauraient être généralisés sans réserves.

Je viens de dire que le résultat des présentes expériences rapproche de l'excitabilité du muscle, l'iris de celle de la rétine. J'ai tenté de pousser plus loin la comparaison.

On sait que, chez cette membrane nerveuse, des processus divers sur la nature desquels on n'est pas encore fixé sont mis en jeu par les radiations de diverses longueurs d'onde. D'innombrables phénomènes bien connus expriment ce fait : le plus simple est celui-ci : la rétine fatiguée par une couleur donnée, ne l'est pas pour la couleur complémentaire.

J'ai voulu voir si, chez la membrane musculaire, ce phénomène se produisait. De nombreuses formes peuvent être données à l'expérience : en voici deux :

1° Choisir deux radiations complémentaires telle que l'une soit fortement excitante, et l'autre faiblement (vert et rouge), et laisser prendre à l'œil un diamètre fixe dans la première. Porter cet œil dans la seconde radiation.

Si les processus colorés étaient spécifiques, et s'il n'était fatigué que pour la première radiation, il ressentirait un effet excitateur de la seconde, bien qu'elle soit plus faible. Il devrait donc durant le temps perdu de redilatation (qui est quatre fois plus considéra-

ble que celui de la contraction), se contracter sous cette excitation nouvelle.

Or, il n'en est rien, et la redilatation suit le même cours que si l'on s'était borné à affaiblir la première redilatation ou à mettre l'œil dans l'obscurité.

Un œil très excitable, mesurant 40 à Ω est porté à la lumière verte. L'on a (fente du spectre légèrement élargie) :

Lumière verte :	0 = 40	1'30'' = 25
	20'' = 39	2' = 22
	50'' = 35	3' = 21,5
	1' = 30	

Or, porté à la lumière rouge, où la forme et la rapidité de la redilatation sont tout à fait ce qui se passerait au cas où il serait mis à l' Ω .

Lumière rouge :	0 = 21,5	1'30'' = 28
	15'' = 22,5	2' = 29
	1' = 26,5	3' = 30,5
	1'15'' = 27	

2° L'expérience précédente établit tout au moins que les effets ne sont pas rigoureusement spécifiques. Mais ont-ils quelque chose de spécifique ? Il faut pour cela une plus étroite comparaison.

Soit une radiation A, et deux radiations moins excitantes, l'une voisine de A, A', l'autre complémentaire W : si deux iris, ayant pris en A un diamètre stable, sont portés l'un en A', l'autre en W, ces radiations devraient en présence d'une fatigue, l'une très analogue à celle qu'elle provoque, l'autre dis

semblable, laisser opérer des redilatations de formes différentes. Cette expérience peut être inversée (1) : faire rétrécir les deux iris en excitations faibles, puis porter dans la radiation forte, et comparer les courbes de contractions.

J'ai pris les deux yeux d'un même animal, et j'ai choisi, comme radiation forte, le jaune orangé, comme radiations faibles le rouge orangé voisin et le bleu violet complémentaire.

L'expérience est assez délicate, car les lectures, ne pouvant être faites directement dans le bleu violet, il faut en recommencer trois fois la partie afférente à cette radiation pour connaître suffisamment la courbe de redilatation :

Jaune orangé :	0'	=	47	48	47,5	46,5
	3'	=	36	35,5	36,5	36
Rouge	20"	=	37	Bleu violet	36,5	» »
	45"	=	41,5	»	41,5	»
	2'	=	43	»	»	32,5

L'expérience inverse plus facile m'a donné des résultats analogues.

On voit que les courbes de redilatation sont superposables.

Il ressort de ces expériences que, *chez le muscle iris, contrairement à ce qui se passe pour la rétine, les radiations de différentes longueurs d'onde ne provoquent pas de processus spécifiques, mais que, à intensité égale, les radiations diverses provoquent à divers degrés un seul processus de contraction.*

1. Il est facile de lui donner d'autres formes encore, et d'opérer sur des radiations d'écarts chromatiques divers. J'ai eu des résultats analogues.

CHAPITRE XI

L'EXCITATION DE L'IRIS PAR LA CHALEUR

A l'inverse de la lumière, la chaleur est actuellement admise comme excitant pour tous les tissus ; ses effets sur le muscle et particulièrement sur le muscle lisse sont très marqués. L'iris en est un exemple de plus.

Déjà Haller vit avec surprise se contracter la pupille d'un œil de chat chauffé après la mort.

Brown-Séquard reprit systématiquement la question sur le Pigeon, la Pintade, le Chat, le Chien, le Cochon-d'Inde et surtout le Lapin, qui est ici l'animal de choix. Il conclut qu'il fallait une [différence de température brusque d'au moins 20 à 25 degrés pour exercer une action, que l'influence de l'abaissement ou de l'élévation de température étaient comparables entre elles, et que, d'une façon générale l'une ou l'autre excitation resserrait les pupilles dilatées et dilatait les contractées.

Ces expériences ont été reprises sur l'œil énucléé par Gysi, mais depuis 1852 et 1879 la connaissance générale de l'excitation du muscle par la chaleur a fait de grands progrès,

Je n'entrerai point dans l'exposé de cette vaste question, mais me borne à donner les résultats obtenus au cours de ces recherches. Ils offrent avec la photo-irritabilité des rapports intéressants:

1° Chez tous les animaux à iris, cette membrane est directement excitable par la chaleur et il suffit d'une différence brusque de température de 2° à 5° pour amener un effet ;

2° Les changements maxima de diamètre observés sous l'influence de la chaleur sont toujours plus considérables que ceux qui sont produits par la photo-irritabilité.

Carpe = 142 à 127 = (indice à la chaleur = 10 au lieu de 9 à la lumière).

Grenouille verte de 2 jours = 17,5 à 35,5 = (indice à la chaleur = 50 au lieu de 8 à la lumière).

Tortue d'Afrique = 12,5 à 15 = (indice à la chaleur = 17 au lieu de 6 à la lumière).

Canard (2 jours) = 30 à 37,5 = (indice à la chaleur = 20 au lieu de 4 à la lumière).

Chez les Mammifères, les Rongeurs surtout, la mobilité est considérable.

Lapin = petit diamètre 137 — 57 × grand diam. 165 — 65 (indice chaleur, Petit diam. = 58 ; Gd. diam. = 60).

Cobaye = grand diamètre 111 à 65 (indice à la chaleur = 41).

Chien nouveau-né = 82 à 70 = (indice à la chaleur = 9).

3° Au cours de la survie, la persistance de l'excitation à la chaleur excède toujours celle de la photo-

irritabilité (Je renvoie au chapitre prochain pour l'étude de cette comparaison).

Ainsi donc, *en extension zoologique, ampleur et résistance, le phénomène de la réaction à la chaleur déborde de toutes parts le cadre de la photo-irritabilité.*

4° Fait intéressant : les mouvements dus à la photo-irritabilité et ceux que détermine la chaleur s'ajoutent sans empiéter l'un sur l'autre, se superposent sans se composer, du moins dans les mouvements de moyenne amplitude.

J'explique. Après une contraction à la lumière, une redilatation thermique à l'obscurité ne permettra nullement à l'iris de subir du fait de la lumière, une nouvelle contraction d'amplitude supérieure à celle que lui eut permis d'offrir un séjour de même durée à l'obscurité sans chaleur.

Un œil de carpe, après avoir été mis à la lumière, offre un diamètre pupillaire qui, par un séjour de 30 secondes, augmente à l'obscurité de 0,5 et rediminue de cette même quantité à la lumière.

Mis à la fois à l'obscurité et à la chaleur, il augmente de 3, et placé ensuite le même temps à la lumière, il ne perdra cette fois encore que 0,5.

Il est aisé de donner plusieurs formes à la constatation de ce fait.

Au cours des fortes excursions thermiques en plus ou en moins, les effets de la photo-irritation dimi-

nuent, ce qui est sans doute une conséquence de l'état du muscle.

5° Les modalités des réactions sont les mêmes à travers toute la série, profondément différentes en cela des réactions de la photo-irritabilité.

Ici, ni lenteur, ni rapidité particulières, ni oscillations primitives, ni réactions paradoxales. Les mouvements s'effectuent dans des temps analogues et de même façon chez les Céphalopodes et chez les Mammifères : elles ne paraissent plus rapides que quand elles sont plus amples en un même temps donné.

Les réactions à la chaleur (1), de l'anguille et de la rascasse, par exemple, qui ne diffèrent pas entre elles, sont caractéristiques à cet égard.

Voici la réaction d'un œil tiré de 11°5 et placé 30'' à 35°.

Chaleur :	0	=	5,57	3'	=	60
	15''	=	58	4'	=	59
	30''	=	59	5'	=	58,5
	1'	=	59,5	6'	=	58

Ces chiffres, que donne l'iris de Poulpe énucléé depuis quatre jours, pourraient aussi bien être ceux d'un iris de chien.

Chez l'œil frais de Poulpe, la chaleur comme la lumière excite les chromatophores : mais les réactions musculaires par thermo-irritation étant beaucoup plus amples que celles que provoquent la photo-irritation et allant jusqu'à donner

1. Sauf l'épaisseur de la chambre antérieure qui retarde les réactions.

à la pupille une forme circulaire, l'agent pigmenté reste sans influence appréciable sur le phénomène.

6° Brown-Séguar d a très bien vu que l'influence de l'élévation et celle de l'abaissement de la température n'ont réciproquement rien de spécifique.

Les causes qui, pour une excitation moyenne, déterminent la contraction ou la dilatation me paraissent, en dehors de l'état de resserrement ou de dilatation où l'œil est surpris, à la fois très complexes et très banales (excitation précédente, fatigue, âge de l'œil, etc.).

7° Une excitation de 30" par une différence de 20 degrés, donne une réaction qui se manifeste déjà à la fin de l'excitation. Le maximum d'amplitude est situé aux environs de 1' ; elle disparaît ensuite graduellement.

La courbe est analogue, mais à descente plus lente pour excitation continue.

8° J'ai par le passage de 35° à 10° ou 0° souvent obtenu et surtout chez les animaux à sang chaud, une rigidité par le froid durable.

Par le passage de 10° ou 20° à 45° et au-dessus, l'effet prolongé aboutissait, soit directement, soit après une phase d'excitation, à la paralysie de l'iris.

Cobaye 18° = 53,5	Grenouille (48 h.) 18° = 22,5
41° = 55,5	de 18 à 47° 2' = 17,5
10° = 1' = 46	5' = 25
2' = 37,5	8' = 30
15' = 35	15' = 31

$$25' = 32,5$$

$$20' = 35$$

$$1 \text{ h.} = id.$$

$$30' = 35,5$$

Cette Grenouille par le froid ne donnait plus ensuite que 32,5.

Les chiffres de 17,5 et de 35 ont été de beaucoup pour elle, les chiffres extrêmes, constatés au cours des diverses expériences sur le froid et la chaleur.

On voit que chez le Batracien la température de 47 degrés met en jeu des réactions extrêmement vives.

CHAPITRE XII

LA RÉSISTANCE DE L'IRIS

Un fragment de tissu détaché d'un animal continue un certain temps à présenter une vie autonome (excitabilité, respiration élémentaire, etc.). De même, après l'abolition des fonctions vitales d'ensemble, les divers tissus ne meurent que tour à tour dans un ordre invariable.

Pas plus qu'en ce qui concerne la chaleur, je n'ai à présenter l'état de la question. Les expériences sont classiques. Or, dans tous les faits de survie de tissus, qu'il s'agisse de muscles, d'épithéliums, etc., il n'est et ne saurait être question que de quelques dizaines d'heures, ou, au plus, de quelques journées. L'on verra au cours de ce chapitre que la persistance de l'excitation de l'iris après énucléation atteint un autre ordre de durées.

Brown-Séquard a énoncé le fait, actuellement méconnu et presque oublié, que l'iris est l'*ultimum moriens*. Il ne s'appuyait malheureusement que sur un nombre tout à fait insuffisant de données, parmi

lesquelles des erreurs graves qui ôtaient à l'ensemble leur vraie signification. Ainsi la différence qu'il indique entre la Grenouille rousse, chez laquelle il trouve la résistance de sept jours et les autres Batraciens, l'opposition qu'il marque entre l'Anguille chez laquelle, « dans un cas » la résistance fut de seize jours et les Cyprins chez lesquels il ne note que quelques journées, tout prouve, bien qu'il se soit montré très bref et peu explicite sur la question de la persistance de la photo-irritabilité iridienne, que, pour lui, cette propriété de l'iris était un fait essentiellement variable d'espèce à espèce, et peut-être d'individu à individu.

L'étude de la résistance de l'iris chez l'œil énucléé doit déterminer : 1° Les causes qui influent sur sa durée ; 2° L'altération des réactions au fur et à mesure que le temps écoulé depuis la mort ou l'énucléation augmente ; 3° Toutes causes défavorables étant éliminées, la survie maxima, et, si l'on peut s'exprimer ainsi, intrinsèque de l'iris.

I. — *Causes qui influent sur la résistance de l'iris*

La principale, et de beaucoup, est la température. Soit par suite de l'accélération des combustions, soit, et surtout, par la putréfaction des tissus voisins dont les produits toxiques lèsent le muscle encore vivant, la résistance s'abaisse rapidement quand monte la température. Toutes choses égales d'ailleurs, elle offre, comme me l'ont montré de très

nombreuses mesures (dont on verra quelques-unes du tableau des résistances) la proportion suivante :

Résistance à 0	= 1
5°	= 0,9
10°	= 0,75
15°	= 0,5
20°	= 0,2

Il est remarquable que, dans toute la série, Poikilothermes ou Homéothermes, iris lisses ou striés, ces coefficients sont les mêmes, et que la résistance d'yeux de Lapin ou de Pigeon, de Tanche ou de Poulpe, subit proportionnellement les mêmes variations à des températures données. On peut en induire que quelque puissent être les processus qui diminuent la résistance du tissu musculaire séparé du corps, leurs modalités sont analogues dans toute la série.

Notons ici l'action des températures extrêmes.

Quant à la chaleur, nous avons vu au précédent chapitre qu'un œil de grenouille, après 30 minutes à 47 degrés, pouvait encore présenter des réactions bien que très faibles. Quant au froid, j'ai fait congeler à — 12 degrés dans la solution saline pendant trente-six heures, des yeux de Carpe, Tanche, Anguille, Grenouille, Tortue, Bengali, Lapin, dont certains énucléés depuis plusieurs jours. Les cuves qui les contenaient furent mises enveloppées d'ouate à une atmosphère de 15 degrés. Ces yeux, ainsi lentement décongelés, avaient conservé, et au même degré, toutes leurs réactions à la lumière et à la chaleur. Les glaçons témoins, sciés ou brisés, me montrèrent

une homogénéité parfaite de la masse organique et saline, sans aucune interposition de couche liquide. Il n'est pas douteux que, dans ces conditions, la matière même des cellules ait été congelée : l'on ne saurait pour des yeux dont certains ne dépassent pas le poids de quelques décigrammes, invoquer une élévation de la température interne. Ces expériences (1) sont à l'appui de ce fait que, *chez les Poïkilo et Homéothermes, la matière musculaire lisse ou striée peut être congelée sans perdre ses propriétés physiologiques.*

La seconde cause qui peut abrégér notablement la survie de l'iris, est la fatigue. La fatigue est beaucoup plus considérable après l'action de la chaleur qu'après celle de la lumière. Si la chose s'explique aisément pour les états de rigidité ou de contracture que font prendre à l'iris les extrémités de la température, elle est moins compréhensible pour les réactions de faible amplitude.

Quoi qu'il en soit, de nombreuses expérimentations de diverses sortes peuvent diminuer d'un quart, de moitié ou davantage la durée de la résistance iridienne.

Ce sont là des causes principales : L'intoxication (non expérimentale) rentre dans la première (le rôle du froid étant surtout d'en retarder l'action). Bien entendu nous laissons ici de côté les nombreu-

1. Qui coïncident avec les résultats obtenus par R. Pictet sur les Poïkilothermes (animaux entiers).

ses causes banales capables d'altérer la vitalité d'un tissu (trauma, dessiccation, etc.).

Il est à noter que, chez le cadavre entier, la résistance de l'iris ne diffère pas dans de larges proportions de ce qu'elle est chez l'œil énucléé et conservé dans la solution saline : sans doute à cause de l'isolement relatif des milieux intérieurs de l'œil. C'est ainsi que, chez des corps de Poissons en pleine putréfaction, l'iris est encore très mobile et que (Brown-Séquard avait remarqué ce fait) l'iris réagit encore à la chaleur dans les cadavres de Mammifères où déjà la rigidité cadavérique a cessé. La résistance de l'iris aux ptomaines est d'ailleurs un fait digne de remarque. Brown-Séquard a trouvé des phénomènes de photo-irritabilité chez des yeux où la rétine était déjà putréfiée. A un stade plus avancé encore, sur des yeux diffluents et troubles, dont l'iris n'était plus visible, j'ai, en détachant et lavant la chambre antérieure, pu déceler encore à la chaleur de faibles mouvements.

II. — *Altération progressive des réactions chez l'œil énucléé*

J'ai déjà considéré à cet égard les variations des réactions à la lumière chez l'œil d'Anguille (v. fig. 2).

Je rappelle que, au cours de la phase de photo-irritabilité, nous avons vu :

1. Le temps perdu augmenter (passant de 2"5 à 12");

2° L'amplitude diminuer (rapidement d'abord, plus lentement ensuite) ;

3° Le plateau de la courbe augmenter puis diminuer de nouveau ;

4° Des oscillations apparaître.

Qu'advient-il après que le dernier vestige de photo-irritabilité, le tonus lumineux lui-même, a disparu à son tour. L'œil est-il mort ?

J'ai constaté qu'il réagissait encore (pendant une période égale au cinquième ou au dixième de la phase de photo-irritabilité), à l'électricité, à la chaleur, aux agents chimiques, et que les pouvoirs de ces trois derniers agents s'effaçaient enfin tour à tour dans cet ordre même, quelques heures les uns après les autres.

Il n'y a rien à ajouter à ce que Brown-Séquard dit de l'excitation électrique — aussi peu active chez l'œil énucléé qu'elle est puissante chez l'œil vivant — que le phénomène de cette survivance même. L'excitant chaleur a déjà été étudié, l'excitant chimique fera l'objet d'un autre travail (1).

Fait remarquable, pendant la période de survie l'iris de l'œil énucléé se rétrécit progressivement, puis se redilate en dehors de tout phénomène de fatigue.

Toutes ces particularités de la résistance sont les mêmes dans toute la série.

1. M. J.-P. Langlois et moi avons commencé des recherches à ce sujet.

On en retiendra deux conséquences : 1° Le fait que chez une espèce qui présente de la photo-irritabilité l'iris d'un œil énucléé ou d'un cadavre ne réagit plus à la lumière ne prouve pas qu'il soit mort. Il faut rechercher d'autres réactions : le signe chimique est le plus rigoureux, mais, en pratique, l'essai par la chaleur suffit — c'est celui dont je me suis servi ; 2° Du fait que l'agonie dissocie les deux propriétés photo-contractilité et thermo-contractilité, il est permis d'induire que, du moins chez l'iris, les processus par lesquels elles déterminent la contraction ne sont pas identiques.

III. — *Durée de survie intrinsèque*

L'on ne saurait majorer les phénomènes physiologiques. On « n'augmente » pas un équilibre, on ne peut qu'écarter les causes qui pourraient le détruire. De même, on n'augmente ni la durée de la vie, ni la durée de la survie d'une parcelle qu'on lui enlève : on empêche seulement des causes étrangères de les abrégier.

Il ressort de la comparaison de cette remarque avec les faits précédemment exposés (V. I) que l'on pourra observer la durée de survie maxima et par conséquent intrinsèque de l'iris énucléé *à la température de 0°, à l'obscurité, immobile, dans une solution isotonique aux milieux intérieurs de l'œil et constamment renouvelée.*

Il est aisé de réaliser ces conditions, et je ne m'y

suis pourtant jamais rigoureusement placé, bien que je m'en sois à plusieurs reprises approché (temp. de 0° à 4°, cinq à six courtes manipulations à la demi-lumière, solution changée tous les jours ou tous les deux jours). Ce sont les survies ainsi obtenues, qui m'ont servi, en comparaison avec les survies observées chez les mêmes animaux en d'autres conditions de température à établir le tableau de résistances proportionnelles que l'on connaît. Dès lors, je pouvais savoir la survie maxima chez une espèce dont deux ou trois durées de résistance en des conditions de température et de manipulation données m'étaient connues.

Je renvoie à ce tableau VII pour l'exposé de quelques-uns des résultats (1) ; et au chapitre XIV pour leur discussion et interprétation. On remarque cependant de suite :

1° Que les longues résistances ne sont nullement l'apanage de l'anguille, mais le fait de tous les poissons ;

2° Que les Homéothermes ne sont pas à cet égard considérablement au-dessous de la généralité des Poïkilothermes.

3° Que la résistance du muscle iris excède celle de tout autre tissu séparé du corps.

1. J'ai noté les temps et circonstances de résistance d'environ 150 iris : je ne donne ici que le nombre d'indications indispensable.

TABLEAU VII. — *Résistance de l'iris après énucléation.*

Animal	Manipulations	Temp. moy.	DURÉES CONSTATÉES		Résistance prob. à 0, 60
			Lum.	Chal.	
Poulpe	Très fréquentes	12°	5 1/2 j.	6 j.	12-15
Anguille	Long. man. quot.	17°	6	7	22-25
»	id.	8°	9	13	id.
»	id.	6°	10	12	id.
»	id.	8°	11	11	id.
»	Manip. quotid.	8°	12	14	id.
»	8 manipulations	0° à 5°	16	17	id.
»	5 id.	0° à 5°	18	19	id.
»	4 id.	0° à 4°	19	20	id.
Esturgeon	Multip. manipul.	19°	3	4	15-20
Carpe	10 manip. long.	2° à 6°	14	15	20-22
Tanche	id.	id.	13	14	id.
Goujon	7 manipulations	id.	7	9	10-15
Truite	4 id.	18°	6	6	20-22
Merlan	Multip. manipul.	2° à 6°	9	10	15-20
Hareng	id.	id.	10	11	id.
Rouget	id.	id.	11	13	id.
Grenouille verte	Quotidiennes	19°	2	3	Env. 10
Grenouille rousse	6 manipulations	4° à 6°	7	7	id.
Crapaud calamite	Quotidiennes	15° à 18°	3	4	id.
» commun	id.	id.	3	3 1/2	id.
Tortue d'eau	Quotidiennes	15°	5	6	12-16
Couleuvre à collier	id.	12°	6	6	id.
Lézard vert	id.	15°	3	3	Env. 8
Canard	id.	10°	3	3	5-8
Calfat	id.	id.	4	5	Env. 8
Bengali	id.	id.	4	4	id.
Buse	id.	18°	1 1/2	2	5-8
Effraie	id.	15°	4	4	10-12
Lapin	5 manipulations	5°		6	Env. 10
»	Quotidiennes	16°		3	id.
Bœuf	id.	16°		2	Env. 6
Chien	id.	0° à 4°		3	Env. 5

CHAPITRE XIII

COMPARAISON ET INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

En dehors des précisions apportées par ce travail, plusieurs de ses résultats offrent une nouveauté qui nécessite des explications ou induit à diverses considérations. J'en réunis ici l'examen.

Généralité du phénomène. — Ce travail en établit amplement l'existence, chez toutes les classes des animaux à iris (certaines réserves faites pour les Colombins, les Gallinacés et les Mammifères).

L'existence des réactions dans toute la série, est dans l'ordre des choses. Quant à la triplicité des processus musculaire et nerveux, elle n'offre rien de surprenant au physiologiste. A fonction unique, fonctionnement multiple : voilà le cas général.

Quelle que soit la cause de ce fait connu, et qu'on le rattache à la phylogénie qui, comme l'embryologie, aime à accumuler sans anéantir, ou à toute origine, il est « naturel », qu'une fonction aussi importante

que la motilité de l'iris soit mise en jeu par un mécanisme multiple.

Photo-irritabilité du muscle strié. — La principale extension que ce travail donne à l'action physiologique de la lumière est la photo-irritabilité du muscle strié. On avait décelé certaines modifications de son état à la lumière : ce travail apporte le premier fait connu de contraction.

C'est là un élargissement notable du pouvoir biologique de la lumière. Un tel fait va à l'appui de la conception selon laquelle il n'y a pas d'excitant spécifique et qui n'admet pas qu'un agent donné puisse exciter un tissu sans avoir quelque action sur tous les autres.

Disparition successive de diverses excitabilités (lumineuse, électrique, thermique, chimique). — Il s'agit là d'un phénomène agonique probablement général que la longueur de la survie permet de dissocier chez l'iris. Le fait que la motilité à la chaleur et la motilité aux agents chimiques ne disparaissent que notablement après la motilité à la lumière permet d'induire que, chez l'iris, les processus d'irritabilité thermique, clinique et lumineuse sont irréductibles les uns les autres.

Identité du processus pour les diverses radiations lumineuses. — Il est intéressant d'opposer à l'hétérogénéité des diverses modes d'excitation, l'homogénéité des processus et des fatigues aux diverses radiations. Ils ne diffèrent que par un quantum : j'ai insisté là-dessus au chapitre du spectre.

Création des types de photo-irritabilité. — Il va sans dire qu'on ne saurait définir la grandeur de la photo-irritabilité par celle de l'indice. Ce dernier dépend de causes anatomiques et physiologiques nombreuses (mobilité de l'iris, état cadavérique de la membrane, existence de muscles ou de processus antagonistes, etc.) : l'intensité du phénomène photo-irritation n'est que l'une d'elles. Je n'essaie point, ici du moins, de débrouiller ces faits multiples et encore mal connus. Malgré la complexité de ses facteurs, et peut-être même à cause de celle-ci, l'indice de photo-contraction peut être considéré en physiologie comparée comme une des données les plus importantes pour la connaissance de l'œil.

La rapidité de la contraction et la forme de sa courbe sont des phénomènes auxquels il faudrait attribuer une signification plus précise. La variabilité des résultats de groupe en groupe et le fait qu'à la chaleur la variabilité n'existe pas, tout concourt à donner au type un intérêt particulier.

Relations des types avec la classification. — Elles sont peu étroites. Les particularités dont ceux-ci dépendent n'ont pas de rapport direct avec elles. Ainsi l'on trouve une différence considérable entre les réactions d'aussi proches voisins que le Congre et l'Anguille, la Grenouille rousse et la Grenouille verte, etc., et, d'autre part, de l'analogie entre celle d'un iris de Couleuvre et de celle d'un iris de Grenouille, d'une Tanche et d'un Canard.

Cependant, il existe certains groupes naturels

Cyprinidés, Triglidés, Anoures, Céphalopodes, etc., dont la réaction offre une homogénéité incontestable. Et, sauf chez les Batraciens, les diverses espèces d'un même genre offrent des phénomènes de photo-irritabilité presque indiscernables.

Relations avec les mœurs. — Il est intéressant de se demander quelle influence les mœurs de l'animal exercent sur le phénomène de la photo-irritabilité (on sait combien elles modifient la morphologie et la réactivité de l'œil). — Trouverons-nous pour l'iris quelques faits de l'ordre de ceux que signala Beer sur l'accommodation des Poissons ?

Ce rare et excellent observateur a noté que « chez les Téléostéens la rapidité de l'accommodation varie en de larges proportions : la rétraction du cristallin offre la plus grande rapidité chez les poissons agiles et qui nagent vite, le plus de paresse chez les Poissons de fond peu mobiles qui épient tranquillement la proie ». Il fait grande différence entre les diverses espèces sédentaires. La Rascasse qui, attendant la proie, change à peine de trou cachée entre les rocs et les herbes, et le Blennius, par exemple, qui, bien qu'ayant presque oublié la natation et vivant aussi dans les algues côtières, attaque avec agilité et hardiesse. L'une offre des réactions oculaires lentes, l'autre est le « rapide virtuose de l'accommodation ». Il signale le Gobius comme intermédiaire.

Des relations entre les formes de la photo-irritabilité de l'iris et celles de l'accommodation eussent probablement été pour Beer peu vraisemblables. Il

signale, en effet, d'une part, que « les mouvements du cristallin et ceux de l'iris ne sont de temps perdu et de rapidité à peu près analogues chez des Poissons à accommodation relativement lente » (Sole, Baudroie) et, de l'autre, que l'iris n'a chez les Poissons « aucun rôle essentiel dans l'accommodation ».

Il est cependant remarquable que la Rascasse dont Beer observe l'accommodation particulièrement lente offre précisément une lenteur exceptionnelle de réaction à la photo-irritabilité (non à la chaleur, je le rappelle) ; que le Crénilabre, dont les mœurs sont analogues, est également à réactions lentes ; que le Gobie, dont Beer nota les mœurs et la réaction un peu plus rapide, offre une plus rapide contraction.

On trouvera encore ici de semblables différences entre la rapidité de la photo-contraction chez les Cyprins, poissons de vase, et la migratrice Truite, etc. Mais d'autres cas, comme par exemple les différences du Merlan et du Hareng, qui ont pourtant le même genre de vie, vont à l'encontre de cette conclusion.

L'influence des mœurs de l'animal est tout à fait hors de doute dans le cas des Nocturnes. Cependant, comme pour les deux *Rana*, la Grenouille des mares et la Grenouille des prés, d'autres faits analogues sont intercurrents.

Relation avec les faits anatomiques. — J'ai signalé l'intérêt que présente chez les Nocturnes la coïncidence d'une réaction considérable avec un sphincter

faible ou nul. La photo-irritabilité n'est vraisemblablement pas chez eux de nature musculaire, j'y ai insisté.

En dehors de ce cas, je n'ai pas, au cours du précédent travail, reçu beaucoup d'explications des faits anatomiques. Il m'a été même impossible de mettre en évidence par la lumière l'action du dilatateur (1), sauf vraisemblablement chez les Céphalopodes. Le seul animal où j'ai obtenu une dilatation par l'action de la lumière (Mouette) ne donnait rien par l'excitation postérieure de l'iris.

Rôle du pigment et des chromatophores. — Stejnach avait signalé l'existence de pigment dans les fibres lisses des Poissons et des Batraciens, et attribuée à cette charge pigmentaire leur irritabilité lumineuse. Il faut aller plus loin, dissocier au moins dans certains cas le rôle du pigment et celui du muscle.

N'avons-nous pas trouvé chez les Céphalopodes, antagonisme entre le sphincter et les chromatophores ?

On peut reprocher ce fait de la théorie récente de Münch (1905) d'après lequel le rôle d'agent dilateur de l'iris ne serait pas, chez les Mammifères dû à la membrane de Bruch, mais aux cellules pigmentées du stroma iridien.

Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, le rôle du phénomène pigmentaire est considérable. Ainsi

1. Moins heureux en cela que Langley et Anderson pour l'excitation électrique.

l'existence commune de graisses colorées à signaler chez les Nocturnes et les Batraciens, dont les réactions offrent une parenté inattendue — ainsi les phénomènes pigmentaires qui se passent en particulier chez *Bufo vulgaris* au moment de l'excitation lumineuse.

Il y a donc lieu d'ajouter chez l'œil énucléé au mécanisme musculaire déjà décrit, un second mécanisme chromatophorique.

Résistance. — La durée de la résistance a été trouvée considérable ; j'y ai insisté.

Je fais, en passant, remarquer sa longueur chez l'Effraie. La réaction de nature indéterminée qu'offre cet Oiseau serait donc fort solide.

La résistance de l'iris n'amplifie pas d'espèce à espèce, celle des autres tissus du corps : C'est là un fait digne de remarque. — L'iris des poissons migrateurs dont les autres tissus meurent si vite, l'iris de la Carpe et de la Tanche perdent leurs réactions presque en même temps que celui de l'Anguille dont les tronçons donnent encore des réflexes pendant des heures ; et la résistance d'un frêle Passereau, dépasse à cet égard celle d'un Oiseau plongeur qui supporte une asphyxie de 20 minutes.

La résistance d'un tissu est connexe à son autonomie. C'est ainsi que le cœur dont les mouvements offrent déjà une certaine indépendance vis-à-vis du système nerveux central, ne meurt que tardivement.

Il fallait s'attendre à trouver le phénomène au

maximum chez l'iris, qui est libre dans une beaucoup plus large mesure.

Indépendance de l'iris. — Prépondérance de particularités biologiques locales, sur les influences de groupes, large autonomie vis-à-vis du système nerveux à tous les degrés, survie isolée au delà des autres tissus : voilà le résumé des constatations précédentes qui donnent à la physiologie de l'iris un aspect d'indépendance qui lui est spécial.

CONCLUSIONS

Il était connu par des expériences antérieures sur l'œil énucléé que le tissu musculaire iridien des Poissons et des Batraciens est directement excitable par la lumière. Cette réaction n'avait jamais été trouvée chez les autres animaux à iris : la technique des observations était restée rudimentaire, et leur extension tout à fait insuffisante.

Le présent travail introduit dans ce sujet :

- a) La mesure du phénomène (grandeur et forme) :
- b) L'investigation méthodique de la série animale.

En voici les résultats nouveaux :

I. — Il a été établi un pupillomètre spécial pour l'œil énucléé, donnant le 1/20 de millimètre. En employant une lumière athermane d'invariable intensité, soient d et d' les diamètres extrêmes à l'obscurité et à la lumière, l'indice de contraction

$$\frac{d - d'}{d} \times 100$$

représente la grandeur du phénomène en chiffres comparables entre toutes les espèces. Des mesures prises à intervalles fixes permettent d'obtenir la courbe de la réaction.

II. — Loin d'être un fait particulier à deux classes,

comme il a toujours été admis, la photo-irritabilité de l'iris existe dans toute la série, — certaines réserves étant faites pour les Colombins, les Gallinacés et les Mammifères.

III. — La photo-irritabilité se présente sous des types divers chez l'œil énucléé.

Sont à distinguer les réactions :

Type A) Continue et rapide (Anguille) ;

Type B) Continue et vingt fois plus lente (Triglidés) ;

Type C) A oscillations (grande majorité des Poissons ; plus ou moins rapides, variétés C^1 , C^2 , C^3 ; Reptiles et Oiseaux C^4 ;

Type D) A tendances contractives (partie des Batraciens) ;

Type E) A tendances dilatatives (partie des Batraciens) ;

Type F) Paradoxe : dilatation à la lumière, suivie de contraction (Mouette) ;

Type G) De grandeur et de cause anormales dans une classe donnée (Effraie).

Type H) Antagoniste aux chromatophores (Céphalopodes).

IV. — La photo-irritabilité n'existe pas, en tant que propriété immanquable et persistante, chez l'iris des Colombins, des Gallinacés et des Mammifères. Ces derniers offrent cependant les phénomènes suivants :

Type I) Chez les animaux nouveau-nés, pendant une heure et demie, possibilité de déterminer par la

lumière une unique contraction, non suivie de redilatation à l'obscurité.

Type J) Chez l'adulte, contractions considérables à la lumière, non suivies de redilatations à l'obscurité, mais seulement dans des conditions cadavériques très particulières et encore indéterminées.

V. — Ces faits offrent les premiers exemples connus de contraction des muscles striés par l'excitation directe de la lumière et de la photo-irritabilité de l'iris chez les Homéothermes.

VI. — La lumière, chez l'œil énucléé, agit :

Soit directement sur les fibres musculaires lisses pigmentées de l'iris (Poissons types A, B, C^{1,2,3}, Batraciens D et E) ;

Soit directement sur les fibres musculaires striées (Reptiles, certains Oiseaux, C⁴) ;

Soit, d'une part, directement sur les fibres musculaires et, de l'autre, sur les chromatophores (Céphalopodes H et peut-être certains Batraciens) ;

Soit par des processus et sur des éléments encore indéterminés qui, pour la Mouette (F) et les Mammifères (J, H), rentrent vraisemblablement dans le premier ou le second cas, mais qui pour les Oiseaux nocturnes (G), bien qu'intra-iridiens, ne sont sûrement pas musculaires.

VII. — L'influence sur la photo-irritabilité des cellules à pigment autres que les fibres musculaires est manifeste. Chez les Céphalopodes, les chromatophores excités en même temps que le muscle jouent le rôle d'agents redilatateurs et déterminent

Table des indices, des types et des résistances constatés au cours du présent travail

(Les indications marquées d'une astérique sont données sous certaines réserves : se reporter au texte)

Classes	Groupes	Espèces	Indices	Types	Désignation	Résistances approx. à 0°
CÉPHALOPODES	DÉCAPODES OCTOPODES	Sepia officinalis	0,7	Lenteur ; oscillations ; chromatoph. antagonistes	H	» 12-15 jours
		Octopus vulgaris	3	id.	H	
POISSONS	SÉLACIENS GANOÏDES TEL : PHYSTOST.	Raja clavata	Existe	Oscillations assez analogues au type H.	?	» 15-20 20-22 10-15 20-22 20-22 » 15-20 22-25 » 15-20 15-20 » » 18-20 » » 15-20
		Acipenser sturio	13*	Oscillations	C	
		Cyprinus carpio	9	Lenteur. Fortes oscillat. Resserrement maximal	C ³	
		Gobio fluviatilis	10	id.	C ³	
		Tinca vulgaris	11	id.	C ³	
		Trutta fario	5	Lenteur moyenne. Oscillations	C ²	
		Osmorus eperlanus	8*	id.	C ²	
		Clupea harengus	11	id.	C ²	
		Anguilla vulgaris	64	Assez rapide. Continuité	A	
		Conger vulgaris	8	Rapide. Oscillations	C ¹	
	ANACANTH.	Merlangus vulgaris	10*	Lenteur. Oscillations	C ³	
		Carbonarius	9*	id.	C ³	
		Solea vulgaris	11*	Contraction rapide. Fortes oscillations.	C ⁴	
		Pleuronectes platessa	14*	id.	C ⁴	
	ACANTHOP	Scorpena porcus.	12*	Extrême lenteur. Continu.	B	
		Trigla pini	8*	id.	B	
		Gremlabrus pavo	21	Lenteur. Continuité, sauf une ou deux oscillat.	C ³	
		Lophius piscatorius	39	Rapide, oscillations	C ⁴	
		Scomber scombrus	5*	id.	C ⁴	

les oscillations. Chez les Batraciens des modifications pigmentaires sont associées aux phénomènes. Chez les Nocturnes, c'est au rôle des cellules non musculaires du stroma iridien qu'il faut attribuer tout au moins la plus grande part de la photo-contraction.

VIII. — Les particularités du phénomène ne se distribuent pas exactement selon les cadres de la classification zoologique. La forme est, comme l'indice, contingente à des causes locales, physiologiques et anatomiques dont beaucoup ne sont pas encore connues. L'influence de l'habitat et des mœurs se marque particulièrement dans le cas des Oiseaux nocturnes et dans la rapidité plus ou moins grande des phénomènes de photo-contraction chez les Poissons à accommodation et locomotion plus ou moins promptes.

IX. — L'étude de la photo-irritabilité du muscle lisse, chez l'Anguille, nous a offert à observer les circonstances de la contraction, délais, durée, forme, et le phénomène de contracture par photo-irritation.

X. — L'étude de la survie après énucléation nous a montré la variation graduelle des précédentes données (à noter chez l'Anguille le remplacement des réactions continues par des réactions oscillatoires,) les faits de paresse, latence agonique, tonus lumineux et la disparition non pas simultanée mais successive des diverses irritabilités dans l'ordre : lumière, électricité, chaleur, agents chimiques.

XI. — La survie de l'iris après énucléation est un

phénomène dont la longue durée est plus considérable et beaucoup plus générale qu'il n'avait été constaté. Elle est dans les conditions optima (0°, obscurité, repos) de cinq à douze jours chez les Homéothermes, de huit à quinze chez les Reptiles, Batraciens, Céphalopodes, de deux semaines à trois et demie chez les Poissons. Elle dépasse celle de tout autre tissu séparé du corps ; elle n'a pas de rapport avec la variation de la résistance des autres tissus d'espèce à espèce.

XII. — Dans toute la série, les diverses irritabilités de l'iris ne sont aucunement modifiées par la complète congélation à — 12°, même prolongée trente-six heures.

XIII. — L'influence d'un changement brusque de température de 2° à 5° amène une réaction dans toute la série sans exception. Ici, pas de types. Il est aisé d'obtenir la rigidité par le froid ou la paralysie par la chaleur.

XIV. — Les recherches sur le spectre de l'arc électrique confirment, dans l'ensemble, les résultats des autres observateurs : influence nulle de l'infra-rouge et de l'ultra-violet, influence maximale des parties centrales du spectre visible. Elles précisent les limites de la photo-irritabilité (raies B et H), et le pouvoir des diverses radiations (Jaune = 10 ; vert = 8,75 ; bleu = 26,5 ; orangé = 5 ; rouge et violet = 1,25).

XV. — Ces résultats semblaient rapprocher l'ex-

citabilité du muscle de l'impressionnabilité de la rétine. J'ai poussé plus loin la comparaison, et, expérimentant sur des couleurs complémentaires, j'ai pu établir que, chez l'iris, contrairement à ce qui se passe pour la rétine, les radiations de diverses longueurs d'onde ne déterminent pas de processus spécifiques.

Vu : le Doyen,
DEBOVE

Vu : le Président de la thèse,
DE LAPERSONNE

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris
LIARD

CHAPITRE XVI

BIBLIOGRAPHIE

1841. ARNOLD (Fr.). — Physiologie, II, Zürich.
1847. BROWN-SÉQUARD. — Recherches expérimentales sur l'action de la lumière et celle d'un changement de température sur l'iris dans les cinq classes d'animaux vertébrés. C. R. Acad., Sciences, 4 octobre, XXV, 482.
- BROWN SÉQUARD. — Note complémentaire. C.R. Acad. Sciences, 11 octobre, XXV, 508.
1848. HARLESS (E.). — Die Muskelirritabilität, München (cité par Brown-Séguard, J. Phys., 1859, 288).
1849. BROWN-SÉQUARD. — Action de la chaleur et du froid sur l'iris. Soc. Biol., mars, 40.
1855. BUDGE. — Ueber die Bewegung der Iris. Braunschweig.
1856. BROWN-SÉQUARD. — Proceedings of the Royal Society, 233.
1859. BROWN-SÉQUARD. — Recherches expérimentales sur l'influence excitatrice de la lumière, du froid et de la chaleur sur l'iris, dans les cinq classes d'animaux vertébrés. Journal de la Physiologie, 281-294 et 451-460.

- MÜLLER (H.). — Kleinere Mittheilungen, 2; Ueber die
Einwirkung der Wärme auf die Pupille des Aals und
Würzburger Verhandl., X.
1868. SCHUR. — Zeitschrift für rationnelle Medizin, XXI.
1870. DOGIEL. — Ueber den Musc. dil. pupillæ bei Säugethieren,
Menschen u. Vögeln. Arch. f. mikr. Anat.,
VI, 94.
1877. PAUSE. — Ueber die Nerven der Iris. Arch. f. Ophtalm.
1878. FORMAD. — The distribution of nerves in the iris. —
Amer. Journ. of. med. Sc
1879. GYSI (EDW.). — Beiträge z. Physiologie der Iris.
Inaugural Dissertation. Bern.
- GYSI (EDW.). u LUCHSINGER, (B.). Ueber das Verhalten der
Aal Iris gegen verschieden-farbiges Licht. Centralblatt
f. d. med. Wissenschaften.
- ENGELMANN. — Ueber Reizung contractilen Protopl.
durch. plötz. Belevcht. V. Licht. u. Farbenpercep-
tion niederster Organismen. Pfl. Arch, XIX.
- MEYER. — Die Nerven digungen in der Iris. Arch. f.
mikr. Anat.
1880. WECKER (L. DE) et LANDOLT (E.). — Traité complet
d'Ophtalmologie, I, 942. Paris.
1882. RICHT (Ch.). — Physiologie des muscles et des nerfs.
Leçons professées à l'Ecole de Médecine en 1881.
93-100, 882-892.
1883. GEHRBERG. — Ueber die Nerven der Iris u. des Ciliar-
köpers bei Vörgeln. Internat. Monatschr. f. Anat
u. Physiol.
1885. KOGANEÏ. — Arch. f. mikr. Anat.
1886. DOSTOIEWSKY. — Arch. f. mikr. Anat. XXVIII. 118.

- CANFIELD. — Ueber den Bau der Vogeliris. Inaugural Dissertation, 15-17. Berlin.
1888. RETTERER (Ed.). — Note sur la structure de l'iris chez les Mammifères. Soc. Biol., 7 avril, 319.
- CHAUVEAU (A.). — Sur le mécanisme des mouvements de l'iris. Soc. Biol., 15 avril, 352.
1889. VERWORN (M.). — Psycho-physiologische Protistenstudien. Nachschr. Jéna.
1890. STEINACH (E.). — Untersuchungen z. vergleich. Physiologie der Iris. I. Mitth. Pflüg. Arch., XLVII.
- DUBOIS. — Sur la perception des radiations lumineuses par la peau chez les Protées aveugles des grottes de la Carniole. C. R. Acad. Sciences, 17 févr.
1891. D'ARSONVAL. — La fibre musculaire est directement excitable par la lumière. Soc. Biol., 9 mai, 318.
1892. BEER. — Die Accommodation des Vogelauges. Pflüg. Arch., LIII, 175.
- DUBOIS (R.) — Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle Ann. Univ. Lyon.
- HEESE. — Ueber den Einfluss d. Sympath. auf der Auge. Pflüg. Arch., LI.
- STEINACH (E.) — II. Mitth. Pflüg. Arch. LII, 495.
- LANGLEY and ANDERSON. — Physiological Society, 14 mai (Anal. Revue de Hayem, 1893, XLI, 18.)
1893. DURAND. — Disposition et développement des muscles de l'iris des Oiseaux. Journ. de l'Anat.
- ARNSTEIN u. AGABOW. — Die Innervation des Celiarkörpers. Anat. Ant.
1894. BEER. — Die Accommod. des Fischeauges. Pflüg. Arch., LVII.

- TSCHERNING. — Etude sur le mécanisme de l'accommodation. Arch. de Physiol.
1895. BIETTI. — Sulla distribuzione e terminazione delle fibre nervose nella coroidea. Ann. di Ottalm.
1896. VERWORN (M.). — Erregung u. Lähmung. (68 Versamml. deutsch. Naturforscher u. Ärzte. z. Frankf. a. M.)
1897. BEER. — Die Accommod. des Cephalopodenauges. Pflüg. Arch., LXXII.
- ANDOGSKY. — Arch. f. Augenheilk., XXXIV.
1898. VIALLETON. — Sur le muscle dilat. de la pupille chez l'homme. Arch. anat. microsc., I, 374.
- GRÜNERT. — Der dilat. pupillæ des Menschen. Arch. f. Augenheilk., XXXIV.
1899. FRUGUELE. — Sul così dette musculo dilatatore. Gaz. intern. di Medic. Practica.
1900. VERWORN (M.). Physiologie générale (trad. 2^e éd. all.). Paris.
1902. TCHISKOVSKI. — La réaction pupillaire après la section intracrânienne du n. optique. Analysé Ann. d'Ophtalm. 1903, I, 469.
1904. LANDOLT (E.). — In Grœffe Scemisch. HdB. d. gesamten Augenheilk. IV, II^e Abtheil., 755. Leipzig.
1905. MÜNCH (K.). — Zur Anat. d. dilat. pupillæ. Zeitschr. f. Aughkl. XIII, I.
- MÜNCH (K.). — Über der Innervation der Stromazellen der Iris. Zeitschr. f. Aughkl., XIV, 130.
- BACH u. MEYER. — Zeitschr. f. Augenhlk., XIII, 197.
- BACH. — Zeitschr. f. Augenhlk., XIII, 260.
- MOTAIS. — In t. II, Encyclopédie française d'Ophtal-

mologie, publiée par LAGRANGE et VALUDE, 726 et 822.

1907. NEPVEU (A.). — Sur les réactions à la lumière du tissu de l'iris. C. R. Acad. Sciences, 21 mai, 1132.

NEPVEU (A.). — Sur des mécanismes nouveaux de photo-irritabilité irridienne. Soc. Biol., 6 juil.

NEPVEU (A.). — La photo-irritabilité de l'iris aux diverses régions du spectre. Soc. Biol., 13 juil.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS.....	11
CHAPITRE I. — Historique.....	15
CHAPITRE II. — Méthode.....	23
CHAPITRE III. — Etude générale de la photo-irratibilité sur l'iris d'Anguille.....	33
CHAPITRE IV. — Le phénomène chez les Poissons.....	45
CHAPITRE V. — Le phénomène chez les Batraciens.....	57
CHAPITRE VI. — Le phénomène chez les Reptiles.....	65
CHAPITRE VII. — Le phénomène chez les Oiseaux.....	69
CHAPITRE VIII. — Le phénomène chez les Mammifè- res.....	81
CHAPITRE IX. — Le phénomène chez les Céphalopodes.....	89
CHAPITRE X. — La photo-irratibilité dans les diverses régions du Spectre. Unité du processus.....	97
CHAPITRE XI. — L'excitation de l'iris par la chaleur.....	107
CHAPITRE XII. — La résistance de l'iris.....	113
CHAPITRE XIII. — Comparaison et interprétation des résultats.....	123
GONCLUSIONS.....	131
BIBLIOGRAPHIE.....	139

